BULLETIN BIOLOGIQUE
DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE

TOME LII

1918

Comité de rédaction :

L. BLARINGHEM (Paris).
G. BOHN (Paris).
M. CAULLERY (Paris).
Ch. JULIN (Liège).
F. MESNIL (Paris).
P. PELSENEER (Gand).
Ch. PÉREZ (Paris).
Et. RABAUD (Paris).

15087

BULLETIN BIOLOGIQUE

(Précédemment, BULLETIN SCIENTIFIQUE)

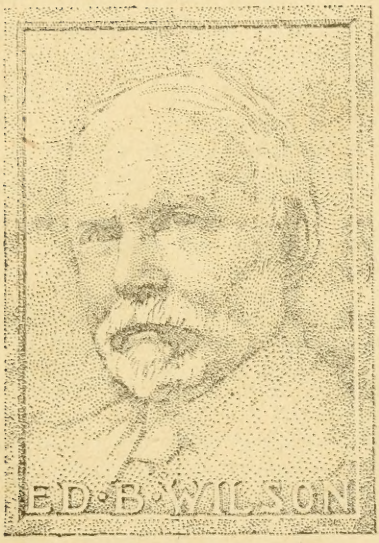
DE LA FRANCE

ET DE LA BELGIQUE

FONDÉ PAR

ALFRED GIARD.

TOME LII



PARIS

Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 3, rue d'Ulm

Léon LHOMME, rue Corneille, 3.

LONDRES

DULAU & Cᵉ, Soho-Square, 37.

3485

TABLE

TRAVAUX ORIGINAUX

BEQUAËRT (J.). — (V. Rodhain).
CAULLERY (M.) et MESNIL (F.). Un cas de gynandromorphisme chez une Annélide polychète 324
DEHORNE (Lucienne). — Comportement des formes agames et sexuées de la Myrianide 286
MAUPAS (Emile). — Essais d'hybridation chez des Nématodes (7 figures dans le texte) 466
MESNIL (F.). — (V. Caullery).
PANTEL (J.) et de SINÉTY (R.). — Réaction chromatique et non chromatique de quelques Phasmides aux excitations dépendant de la lumière (planche I et 2 figures dans le texte). . 177
PÉZARD (Albert). — Le conditionnement physiologique des caractères sexuels secondaires chez les Oiseaux (planche I et 80 figures dans le texte) 1
RABAUD (Etienne). — Ethologie et comportement de diverses larves endophytes. III. *Pontania proxima* dans les galles des feuilles de Saule (4 figures dans le texte) 303
RABAUD (Etienne). — La lumière et le comportement des organismes 325
RODHAIN (J.) et BEQUAËRT (J.) — Matériaux pour une étude monographique des Diptères parasites de l'Afrique. III. Diptères parasites de l'éléphant et du rhinocéros (planche III et 14 figures dans le texte) 379
RODHAIN (J.). — Nouvelles observations sur la Biologie de *Passeromyia heterochæta* (2 figures dans le texte) 499
SEURAT (L.-E.). — Contributions nouvelles à l'étude des formes larvaires des Nématodes parasites (13 figures dans le texte). 344
SINÉTY (R de). — (V. Pantel).

Le tome LII a été publié en 3 fascicules sortis des presses aux dates ci-après :

Fascicule 1-2 (pages 1 à 176) 28 juin 1918.
Fascicule 3 (pages 177 à 328) 28 nov. 1918.
Fascicule 4 (pages 324 à 510) 25 mars 1919.

Albert PÉZARD
Agrégé des sciences naturelles
Professeur à l'Ecole Colbert

LE CONDITIONNEMENT PHYSIOLOGIQUE DES CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES CHEZ LES OISEAUX.

Du rôle endocrine des glandes génitales [1]

SOMMAIRE

INTRODUCTION.
I. — LES CARACTÈRES SEXUELSSECONDAIRES dans les différents groupes.
II. — LA CASTRATION PRÉPUBÉRALE. — Historique. La castration chez l'homme et dans les divers groupes zoologiques.
III — EXPÉRIENCES DE CASTRATION : 1° coqs ordinaires ; 2° coqs Orpington fauve.
V. — DISCUSSION DES RÉSULTATS. — Evolution des caractères sexuels secondaires dans ses rapports avec la glande génitale. Influence de la castration.
V. — LA CASTRATION CHEZ D'AUTRES ESPÈCES : faisan argenté, faisan doré, faisans ordinaires gynandromorphes. Conclusion.
VI. — LA CASTRATION POSTPUBÉRALE. — Historique. Expériences personnelles. Résultats. Lois numériques. Equilibres physiologiques.
VII — TRANSPLANTATIONS ET INJECTIONS DE SUC TESTICULAIRE. — Historique. Expériences personnelles. Conclusion. Remarques histologiques.
VIII. — LE VIRILISME EXPÉRIMENTAL. — Etude comparée du virilisme chez les animaux. Observations nouvelles. Expériences personnelles. Résultats. Conditions de l'inversion sexuelle.
IX. — LES TRANSPLANTATIONS CROISÉES. — Les travaux de Steinach. Expériences personnelles incomplètes. Travaux de Goodale.
X. — FOIE ET TESTICULE. — Interprétation de l'adiposité du chapon. Interrelation hépato-adipo-génitale. Le rapport du foie à la surface du corps chez le castrat.
XI. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES. — Données nouvelles. Importance des harmozones dans le phénomène de croissance. Mécanisme de l'évolution.

[1] Travail du Laboratoire de Biologie générale et de la Station physiologique du Collège de France.

INTRODUCTION

Lorsque, sous l'éminente direction de M. le Professeur Gley, nous avons, en 1909, entrepris le présent travail, notre but était de rechercher le rôle physiologique de la glande interstitielle testiculaire.

A ce moment, l'opinion était unanime, chez les physiologistes, à considérer le testicule comme une glande à sécrétion interne, tenant sous sa dépendance *tous les caractères sexuels secondaires*. Après avoir pratiqué la castration chez les coqs jeunes, nous avons été surpris de constater que cette opération n'avait aucune influence sur l'apparition de plusieurs caractères considérés jusqu'alors comme sexuels. L'action du testicule avait donc été généralisée indûment ; une analyse minutieuse s'imposait.

Nous l'avons faite en suivant le plan méthodique que le Professeur Gley a tracé pour toute recherche de ce genre dans son « Rapport sur les Relations entre les organes à secrétions internes et les troubles de ces secrétions ».

a) *Expériences d'ablation*, destinées à supprimer les caractères influencés.

b) *Expériences de contre-épreuve*, destinées a faire reparaître les caractères absents.

1° *Transplantations de tissu testiculaire.*

2° *Injections de suc testiculaire.*

c) *Recherches histologiques* relatives aux éléments sécréteurs.

Les résultats obtenus ont confirmé le rôle endocrine du testicule, et ont permis de limiter très exactement ce rôle. Il est hors de doute que le testicule sécrète une substance à action morphogène ou *harmozone* (du grec ἁρμόζω, je règle, je dirige) et que cette harmozone est nécessaire pour le maintien de certains caractères sexuels secondaires.

Pour comprendre l'ensemble des caractères externes du coq, nous avons été conduit à pratiquer l'ovariotomie chez la poule.

L'opération a produit des modifications qui ont fourni une vérification *a posteriori* des conclusions relatives aux mâles. Elle nous a conduit à une hypothèse relative à l'action empêchante de l'ovaire, hypothèse qui a été confirmée et généralisée depuis. La classification rationnelle des caractères sexuels secondaires contenait implicitement les *conditions de l'inversion sexuelle :* nous avons précisé ces conditions et nous avons entrepris des expériences de *transplantations croisées* qui sont demeurées inachevées en raison des circonstances (voyez ci-dessous). Enfin nous avons été amené à une explication rationnelle de l'adipogénie du castrat ; nous avons constaté, à ce sujet, une interrelation génito-adipo-hépatique.

Ce travail a dû être abandonné depuis 1914, à cause de notre mobilisation, et il est inachevé en partie. Un certain nombre de points restent en suspens et nous n'avons pas la prétention d'avoir épuisé le sujet ; en tout cas nous l'avons porté sur un terrain plus précis où l'expérimentation risque moins de s'égarer.

Nous adressons l'expression de notre vive reconnaissance à notre maître éminent, M. le Professeur Gley, qui nous a accueilli à son laboratoire et a mis à notre disposition, pour nos élevages en séries, la Station physiologique du Collège de France au Parc des Princes. Il a suivi nos travaux avec une bienveillante attention et ne nous a jamais ménagé ni les directions ni les encouragements.

Nous exprimons notre gratitude à la Direction du *Bulletin Biologique* pour l'aide précieuse qu'elle nous a apportée en nous offrant sa Revue pour la publication de nos recherches, et à M. le Professeur Prenant, qui a bien voulu nous guider dans la partie histologique de notre travail. MM. Anthony, assistant au Muséum et Champy, professeur agrégé à la Faculté de Médecine, nous ont donné des indications intéressantes ; nous les en remercions, ainsi que MM. Bull et Nogués, de l'Institut Marey qui nous ont facilité la partie microphotographique de notre sujet. Enfin, nous sommes reconnaissant à M. le baron Edmond de Rotschild, qui a mis à notre disposition pour nos recherches plusieurs séries de faisans provenant de ses volières ou de son parc d'Armainvilliers.

CHAPITRE PREMIER

LES CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES

Caractères sexuels secondaires. — Définition. — Distinctions nécessaires. Dimorphisme sexuel dans les divers groupes zoologiques. — Gynandromorphisme. — Caractères physiologiques. — Prédétermination ou conditionnement.

I. Définition. — Dans les espèces à sexes séparés, la différence fondamentale qui existe entre individus de sexe différent réside tout d'abord dans la nature de la glande reproductrice ; chez les uns elle élabore des spermatozoïdes, chez les autres elle élabore des ovules. La détermination du sexe auquel appartient un animal est donc, avant tout, une question d'ordre histologique, portant sur la glande génitale. Celle-ci constitue le *caractère sexuel primaire*.

Cette recherche est souvent inutile en raison des différences complémentaires qui séparent mâles et femelles d'une même espèce. Chacun sait distinguer facilement un taureau d'une vache, un étalon d'une jument, un coq d'une poule. A ces différences, Hunter a donné le nom de *caractères sexuels secondaires*.

Elles peuvent présenter les degrés les plus divers d'une espèce à l'autre. Chez le rat, le lapin, elles sont tellement insignifiantes que l'examen des organes génitaux externes est nécessaire pour reconnaître le sexe d'un individu. Par contre, chez certains Insectes, les caractères sexuels secondaires sont si accentués que les mâles et les femelles paraissent appartenir à des espèces différentes : dans ce cas, on dit qu'il y a *dimorphisme sexuel*.

Distinctions nécessaires. — La distinction entre les caractères sexuels primaires et les caractères sexuels secondaires n'est pas toujours aisée à établir.

Parmi les caractères sexuels secondaires, il en est qui paraissent n'avoir aucun rapport avec la fonction reproductrice, par

exemple, la barbe chez l'homme, la crinière chez le lion, les cornes chez la plupart des mâles de ruminants : ce sont les *caractères sexuels secondaires proprement dits*. A côté, il en est qui sont intimement liés à la vie reproductrice, à tel point que celle-ci serait impossible sans eux : tels sont les organes copulateurs (pénis, vagin) et leurs dispositions annexes (glandes accessoires). Il semble qu'on doive, en raison de leur utilité, les rattacher aux caractères sexuels primaires. Toutefois, dans le développement embryonnaire, leur ébauche est complètement distincte de celle des glandes génitales et ils constituent des *caractères anatomiques bien autonomes*. Nous continuerons à les considérer comme des caractères secondaires.

Nous remarquerons également que le caractère sexuel secondaire peut être simplement *quantitatif* : c'est le cas lorsqu'il s'agit d'un organe commun aux deux sexes, mais inégalement développé; par exemple la crête chez les Gallinacés ; il est *qualitatif* lorsqu'il se rapporte à un organe qui est développé dans l'un des deux sexes exclusivement, par exemple les cornes des boucs et des béliers. Le plus souvent, les caractères qualitatifs appartiennent au mâle ; mais les femelles peuvent également être pourvues en dehors même du tractus génital : telle est, par exemple, la poche ventrale chez les marsupiaux.

11. **Revue sommaire.** — Il n'est pas dans notre intention de décrire toutes les différences sexuelles que présentent les diverses espèces animales : il faudrait passer en revue un nombre considérable de cas, et donner au côté purement descriptif un développement exagéré. Nous nous contenterons de retenir un certain nombre de cas particulièrement typiques où nous rappellerons seulement les caractères sexuels secondaires proprement dits.

1° *Vertébrés*. — a) *Mammifères*. — Chez l'homme, le caractère sexuel secondaire le plus apparent est la présence de la barbe et du revêtement pileux de la poitrine. A ces particularités bien connues s'ajoutent et la gravité de la voix et certaines dispositions squelettiques, comme l'étroitesse du bassin, la taille un peu plus élevée. Par contre, la femme est caractérisée par le grand développement des mamelles ainsi que par une tendance plus marquée vers l'adiposité.

D'une façon générale, l'aspect des organes génitaux externes, ainsi que le caractère relatif aux glandes mammaires établissent, chez les Mammifères, une séparation bien marquée entre les deux sexes. D'autres caractères contribuent, chez beaucoup d'espèces, à accentuer la différence.

Ils affectent principalement les téguments et les phanères. Chacun connaît la crinière du lion, les poils frisés du front du taureau, la barbe des boucs et de certains singes (*Mycetes caraya*, *Pithecia satanas*). Chez les ruminants, les cornes sont le plus souvent l'apanage du mâle seul (cerf, chevreuil, etc.); quand elles existent dans les deux sexes, elles sont plus développées chez le mâle que chez la femelle (bouc, girafe).

Parfois, mâles et femelles diffèrent par leurs pigments épidermiques. Dans l'espèce mandril (*Cynocephalus mormon*), le mâle a un visage bleu piqueté de rouge sur le nez, et des cuisses colorées dans la partie supérieure d'un rouge vif mélangé de bleu; la femelle possède un visage noir et des cuisses colorées d'un rouge plus pâle.

Chez d'autres espèces, la différence porte sur la présence ou le grand développement de certaines dents : les défenses des sangliers, des phacochères, qui sont plus fortes chez les mâles, les canines supérieures que l'on rencontre exclusivement chez le chevrotain mâle nous fournissent des exemples caractéristiques.

b) *Oiseaux*. — Dans la classe des Oiseaux, le dimorphisme sexuel est très variable suivant les espèces. Si, dans certains cas, il n'est pas facile de distinguer la femelle du mâle, le plus souvent, la différence est particulièrement profonde. Le coq se distingue de la poule par une crête et des barbillons plus développés et plus rouges, par ses ergots, enfin par son plumage, par son chant et son ardeur belliqueuse. Le dindon mâle possède une tête ornée de caroncules sanglants plus rutilants et plus volumineux que chez la dinde. — La différence est plus frappante encore chez le paon et les faisans. Dans ces deux espèces, la femelle a un plumage terne, tandis que le mâle est paré des plus riches couleurs.

Certains caractères sexuels secondaires peuvent être transitoires : par exemple, les manifestations secondaires de l'instinct sexuel, comme le chant; chez le rossignol mâle et beaucoup de passereaux, il n'existe qu'au moment de la reproduction. Il en

va de même, souvent, de l'humeur belliqueuse : à l'époque des amours, les combattants mâles se livrent de furieux combats ; certains hérons exécutent en face de leurs rivaux des parades prétentieuses; les coqs de bruyère organisent d'étranges représentations : « l'animal redresse la queue, l'étale en éventail, « déploie ses ailes, hérisse toutes ses plumes. Il saute à droite et « à gauche, quelquefois en cercle, appuie son bec sur le sol avec « une telle force que les plumes du menton sont arrachées. « Pendant ces mouvements, il bat des ailes et tourne toujours, « sa vivacité augmentant avec son ardeur, et il finit par prendre « un aspect frénétique » [1]. Le faisan doré, lui, sautille en étalant sa collerette magnifique, tandis que le paon étale orgueilleusement en roue les splendides plumes de sa queue.

Les caractères externes eux-mêmes peuvent présenter des variations temporaires; ainsi, le combattant mâle acquiert, au moment de la reproduction, une collerette qui disparaît au bout de deux mois. — Un oiseau exotique étudié par Loisel, *Foudi madagascariensis*, possède en temps ordinaire un plumage semblable à celui du moineau ; au moment des amours, ce plumage mue et prend une teinte vermillon caractéristique. — Bureau signale que chez un palmipède arctique, *Fratercula arctica*, il apparaît, à l'époque d'activité sexuelle, de volumineuses formations cornées au niveau du bec et des paupières : elles régressent dès que cesse cette période.

c) *Reptiles et Batraciens.* — Les caractères sexuels secondaires sont relativement peu développés chez les Reptiles : on en observe par contre de bien caractéristiques chez les batraciens, notamment chez les grenouilles et les tritons.

Chez les tritons, il se forme, au moment de la reproduction, une crête dentelée, qui va de la tête à la queue : elle s'atrophie une fois la reproduction terminée.

Chez les grenouilles mâles, on constate au printemps une hypertrophie des muscles des membres antérieurs. Cela coïncide avec la période d'accouplement, durant laquelle l'animal enserre fortement la femelle avec ses bras. Sur une grenouille mâle non accouplée, on peut provoquer artificiellement le réflexe de l'em-

[1] Cité par Guyénot. Les caractères sexuels secondaires. *Biologica*, II, n° 21, 15 septembre 1912.

brassement ; il suffit de frotter légèrement avec le doigt la base des pouces antérieurs : aussitôt les deux bras se rapprochent et entourent fortement le doigt. Ce réflexe ne se produit que chez le mâle. D'ailleurs on aperçoit, en bas des pouces antérieurs, une saillie dure et noirâtre dont le tégument est riche en glandes ; elle apparaît en automne, atteint son maximum en hiver et s'atrophie en été. On lui donne le nom de bourrelet, de durillon, de brosse copulatrice. Durant l'accouplement, le mâle frotte avec ces durillons le ventre de la femelle, et ce frottement semble être le point de départ de sensations génésiques.

d) *Poissons.* — Beaucoup de Poissons ne présentent pas de caractères sexuels secondaires : il est impossible de distinguer, extérieurement, le mâle de la femelle chez la plupart des espèces vendues sur le marché. Il y a cependant quelques exceptions :

Chez les truites et beaucoup d'autres salmonides, il se produit, au moment du frai, un épaississement calleux de la peau et, chez les vieux mâles, une courbure en crochet du maxillaire inférieur. De nombreux poissons blancs présentent, dans les mêmes conditions, une éruption cutanée se traduisant par des verrues cornées qui recouvrent la peau de la tête et du dos. Ailleurs, les mâles diffèrent des femelles, au moment de la reproduction, par une coloration plus vive et plus intense. Tandis que l'épinoche femelle a le dos brun et le ventre blanc, le mâle acquiert au moment de la reproduction des teintes plus vives et plus variées : gorge et ventre cramoisis, dos d'un gris cendré, yeux colorés en vert émeraude.

2° *Invertébrés.* — Le dimorphisme sexuel peut être observé dans certains groupes d'invertébrés. S'il n'est pas répandu parmi les Mollusques et chez les Vers, il est, par contre, fréquent dans l'embranchement des Arthropodes, principalement chez les *Insectes* et les *Crustacés.*

a) *Insectes.* — Dans la classe des Insectes, les différences portent principalement sur le développement respectif, ou la coloration des appendices. Chez le hanneton, les antennes offrent une légère différence d'un sexe à l'autre, celles du mâle possédant sept lamelles, celles de la femelle n'en ayant que six ; le mâle du dytique présente, aux pattes antérieures, des tarses élargis en forme de pelotes concaves, qui lui servent au moment de l'accouplement. Parfois, les mâles sont pourvus d'armes puis-

santes : témoin le lucane, ou cerf volant, dont les mandibules sont énormes, munies de petites pointes crénelées à l'extrémité ; un coléoptère de l'Amérique du Sud, *Dynastes hercules*, possède deux longues cornes horizontales s'attachant l'une sur la tête, l'autre sur le corselet : ces expansions ne sont développées que chez le mâle ; on trouve bien souvent, dans la sciure de bois, un gros coléoptère, *Oryctes nasicornis*, dont le mâle porte une corne sur le nez, la femelle en étant dépourvue.

La locomotion peut être différente d'un sexe à l'autre : le cas extrême est celui où le mâle étant ailé, la femelle est aptère : on l'observe chez le lampyre, où la femelle privée d'ailes présente le curieux phénomène de phosphorescence, chez certains papillons appartenant aux genres *Psyche*, *Orgyia*, *Solenobia*, etc.

Chez les papillons la différence peut tenir à la coloration, au dessin des ailes. L'espèce *Ornithopterus Cræsus*, des Iles du Levant, décrite par Wallace est un magnifique papillon qui atteint 17 centimètres d'envergure : le mâle possède des ailes d'un noir velouté auquel viennent se mélanger des taches de couleur orange, tandis que la femelle a des ailes brunes agrémentées de taches d'un jaune clair. Dans le groupe des Papilio, *Papilio merope* mâle possède des ailes postérieures présentant le prolongement caractéristique du genre ; ce prolongement n'existe pas chez la femelle ; en outre, les ailes du mâle sont jaunes et bordées de noir, tandis que la femelle a des ailes brunes avec des taches bleues réparties suivant un dessin très différent.

Il n'est pas jusqu'au genre de vie qui ne puisse varier d'un sexe à l'autre. Le cas des taons, des moustiques est classique : les femelles seules sont avides du sang des mammifères et piquent les animaux ; les mâles ne mangent pas ou vivent du suc des fleurs.

b) *Crustacés*. — L'écrevisse mâle se distingue de la femelle par un abdomen plus étroit et par la présence de deux stylets copulateurs, creusés d'une gouttière pour l'écoulement du sperme ; ces stylets, qui n'existent pas chez la femelle, représentent la première paire de pattes abdominales.

Les mêmes différences existent chez beaucoup de crabes, où elles sont complétées par quelques particularités relatives aux pinces, aux segments et aux appendices abdominaux. Les pinces sont souvent plus fortes chez le mâle ; les segments de l'abdo-

men sont nettement séparés chez la femelle, tandis que plusieurs sont fusionnés chez le mâle ; enfin, tandis que le mâle ne possède, comme appendices abdominaux, qu'une paire de stylets copulateurs, la femelle présente de petites pattes sur tous les anneaux abdominaux.

Le dimorphisme sexuel atteint son intensité maximum chez certains Crustacés parasites appartenant aux groupes des Copépodes et des Isopodes. Bien souvent, la femelle vit en parasite soit sur d'autres crustacés, soit sur des poissons ; le mâle, très petit, très dégradé, s'établit sur la femelle où il reste à peu près immobile durant toute son existence : la différence est tellement profonde que le mâle et la femelle d'une même espèce ont pu être classés dans des genres différents avant que l'on connût leur évolution réelle.

III. Gynandromorphisme. — Nous citerons, pour terminer, les cas curieux que l'on a groupés sous le nom de *gynandromorphisme*. Il s'agit de la superposition, chez un même individu normalement unisexué, de *caractères sexuels secondaires* appartenant aux deux sexes. On l'observe rarement chez les Mammifères ; on l'a observé plus souvent chez les Oiseaux et les Insectes.

Tantôt les deux moitiés sont dissemblables. Max Weber a décrit, en 1890, un pinson (*Fringilla cœlebs*) dont le plumage était celui d'un mâle dans la partie droite et d'une femelle dans la partie gauche. Tantôt, la répartition des caractères est irrégulière : Pearl et Curtis ont observé (1909) une poule dont la tête et le cou étaient masculinisés tandis que le reste du corps était normal.

Chez les Insectes, principalement chez les papillons, où les cas étudiés se chiffrent par centaines, on a observé de même des formes chez lesquelles le plan de symétrie du corps séparait l'animal en deux moitiés de sexualité extérieure différente ; mais le plus souvent la séparation est moins tranchée, ou mieux moins égale ; c'est une antenne, une aile, un œil qui présenteront les caractères de l'autre sexe. Peut-être ces curieux phénomènes sont-ils plus fréquents qu'on ne le pense : les groupes dans lesquels on les a observés sont ceux où les caractères sexuels secondaires sont les plus développés et les plus apparents ; en

outre, les Insectes ont le privilège d'être particulièrement bien étudiés, en raison de la chasse active dont ils sont l'objet de la part des collectionneurs. Pour toutes ces raisons, les anomalies ont moins de chances de rester inaperçues.

IV. Caractères physiologiques. — Nous nous sommes préoccupé jusqu'ici du côté purement morphologique de la question. Mais à cela ne se bornent pas les différences qui existent entre les deux sexes ; la sexualité retentit plus ou moins profondément sur la physiologie de l'individu comme sur les caractères psychiques. Il y a là un terrain sur lequel il convient de transporter la notion de caractères sexuels secondaires.

Sans entrer dans le vif de la question, nous signalerons cependant les études récentes de Maignon d'après lesquelles la proportion de *glycogène*, dans les muscles des mâles, est plus grande que chez les femelles. G. Smith a étudié la teneur du sang en *graisses*, chez les crabes et il a montré qu'elle n'était pas la même dans les deux sexes. Steche [1] a même observé que le *sang* n'avait pas la même *couleur* chez les larves de sexes différents appartenant à certains tenthrèdes. Quant aux caractères *psychiques* qui consistent dans les instincts différents des mâles et des femelles, dans leurs aptitudes respectives, dans les sentiments affectifs propres à chaque catégorie, ils sont trop connus pour que nous ayons besoin d'insister : la simple évocation du bélier et de la brebis, du coq et de la poule, des abeilles reines et des faux bourdons suffit à fixer ce point de vue.

V. Prédétermination ou conditionnement. — Les causes déterminantes du sexe ont été depuis longtemps l'objet de recherches intéressantes desquelles il semble découler que le sexe d'un animal résulterait de certaines propriétés des gamètes dont il est issu. Sans insister sur le mécanisme même du phénomène, nous admettons donc que l'œuf une fois fécondé a désormais une *évolution sexuelle fatale* : il a reçu, du fait de la fusion du spermatozoïde avec l'ovule, une potentialité définitive, mâle ou femelle.

Les caractères sexuels secondaires sont-ils soumis à une détermination aussi lointaine ?

[1] Cité d'après M. Caullery. *Les Problèmes de la sexualité* (Paris, 1913).

Il n'est pas absurde de supposer que le stimulus qui fait qu'un œuf est mâle ou femelle retentit également sur les déterminants des caractères sexuels secondaires ; eux aussi, dépendraient de la fécondation. Dans ce cas, ils auraient une évolution parallèle à celle de la glande génitale, mais complètement indépendante.

Nous pouvons envisager une autre hypothèse : les caractères sexuels secondaires ne seraient nullement déterminés par la stimulation qui dirige la destinée sexuelle de l'œuf ; c'est après coup seulement, *sous l'influence de causes différentes* qu'ils seraient amenés à se développer.

Dans ce cas, il n'y aurait point isochronisme, mais hétérochronisme entre l'apparition de la sexualité et celle des caractères en question. Mieux encore, il est possible que la glande sexuelle elle-même soit justement la cause déterminante des caractères sexuels secondaires ; dans ce cas l'hétérochronisme serait la conséquence d'un rapport de cause à effet. *S'il en est ainsi, toute extirpation des glandes génitales, chez un animal jeune, ne peut manquer de troubler profondément le dimorphisme sexuel : nous sommes ainsi conduit aux expériences de castration.*

CHAPITRE II

LA CASTRATION PRÉPUBÉRALE

Historique. — La castration chez l'homme. — Eunuques et Skoptzys. — Animaux domestiques. — Castration dans différents groupes zoologiques. — Cas des Insectes. — Conclusion.

Le rapport qui existe entre les glandes sexuelles mâles et les caractères sexuels secondaires a été signalé de tout temps et les modifications produites par la castration l'ont solidement confirmé. D'une façon générale, il est admis que les caractères sexuels secondaires n'ont leur plein épanouissement qu'après développement complet du testicule ; d'autre part, l'ablation précoce de la glande génitale mâle arrête le développement de ces caractères et produit une modification plus ou moins profonde de l'aspect extérieur.

I. Historique. — Aristote mentionne déjà que la puberté se produit chez l'homme au moment où les glandes génitales sont pleinement développées et commencent à fonctionner; il ajoute que, si certains hommes sont destinés à demeurer impubères (et inféconds), c'est par quelque infirmité de l'appareil génital. Il signale également que maints animaux changent de forme et de naturel, non seulement par l'effet de l'âge et des saisons, mais encore quand on les castre.

1° *La castration chez l'homme.* — La castration a été pratiquée chez l'homme depuis les temps les plus reculés, en Orient principalement, en vue d'obtenir des *eunuques*; certaines peuplades guerrières l'infligeaient au vaincu pour le marquer définitivement du sceau de l'infériorité. En Russie, il existe une secte religieuse où la castration est pratiquée volontairement, après la naissance du premier enfant mâle : il s'agit des *Skoptzys*; ils complètent parfois l'opération par l'ablation des organes génitaux externes. Traqués par la police russe, beaucoup d'entre eux émigrent en Roumanie où ils exercent, à Bucarest principalement, la profession de cochers.

Parfois, les glandes génitales peuvent s'atrophier naturellement, du fait de malformations congénitales, ou encore à la suite de maladies infectieuses telles que les oreillons. On conçoit dès lors que les castrats humains aient pu donner lieu à des études complètes.

« Les eunuques, dit Bordeu, perdant la vertu d'engendrer, « perdent aussi cette odeur particulière aux mâles ; leurs forces « diminuent ; leur pouls perd de son ressort ; leur âme diminue « d'activité ; cependant, ils grandissent comme les autres, et « même plus, à proportion. Ils deviennent plus gras ; leurs « chairs sont plus mollettes ; ils sont moins constipés ; ils ont la « vue moins perçante ».

Bichat note le rapport qui existe entre le testicule et la barbe ou la voix. « Le testicule, dans l'état de santé, exerce une influence remarquable sur l'organe de la voix. On sait qu'elle devient plus grave à l'instant où il commence à entrer en action, qu'elle change quand on l'enlève, dans la castration ; ce phénomène est constant et invariable ».

Différents auteurs, Dupuytren, J. Hunter, W. Grüber ont recherché le mécanisme de cette action sur la voix : chez le

castrat, il se produit un arrêt de développement du larynx ; cet organe serait d'un tiers moins grand que chez l'homme normal.

Plus récemment, Eunuques et Skoptzys ont fait l'objet d'études très complètes dues à Tandler et Grosz, Pittard, Dr Richard Milland, etc. En voici le résumé. La plupart des castrats présentent une tendance à l'adiposité, mais le fait n'est pas absolument général et il y a parfois des eunuques maigres. La peau est pâle, peu pigmentée ; la face est un peu bouffie. Il y a quelques modifications du squelette : crâne petit, épaules grêles, bassin étroit. La taille est plus élevée que la moyenne : cela tient, non pas à l'allongement du buste, mais à un grand allongement des membres inférieurs. La chevelure est abondante, mais le reste du système pileux est peu développé et le visage est glabre. Le tractus génital (pénis, prostate, glandes annexes) subit un arrêt de développement et reste à l'état infantile, tandis que les instincts sexuels sont partiellement ou totalement abolis ; d'une façon générale l'intelligence reste inférieure à la moyenne, bien que les eunuques aient fourni, dans l'antiquité, quelques généraux de talent.

L'acromégalie consécutive à la castration a été étudiée par différents auteurs. Sur le squelette d'un eunuque, rapporté d'Egypte par Loriet, Pirsch (1902) a constaté que l'allongement des extrémités est due à la persistance des cartilages de conjugaison ; chez l'eunuque, ils continuent à fonctionner alors qu'ils sont ossifiés depuis longtemps déjà chez l'homme normal.

Les modifications consécutives à la castration sont d'autant plus profondes que l'ablation des glandes génitales est plus précoce. De plus on les retrouve, à des degrés divers, dans le cas où le testicule subit une atrophie de cause pathologique. Lannois et Roy (1903) signalent la persistance tardive des cartilages de conjugaison chez un jeune homme de 27 ans, atteint d'insuffisance testiculaire.

2° *Animaux domestiques.* — Chez les animaux domestiques, la castration est une opération courante qui a pour but de les modifier, soit en vue de les rendre plus maniables (cheval, bœuf), plus aptes à l'engraissement (bœuf, lapin), ou d'améliorer leur chair (porc).

Il est de connaissance banale que le bœuf diffère du taureau par de nombreux caractères : il devient plus gros et plus gras,

ses cornes, plus longues, plus recourbées, ressemblent à celles de la vache. L'encolure est plus haute que chez le taureau, et l'arrière-train plus large. La ligne du dos, descendante chez le taureau, devient horizontale chez le bœuf. L'augmentation de taille est due, comme chez l'homme, à la persistance des cartilages de conjugaison. Sellheim a établi qu'au bout de 3 ans 9 mois un taureau a achevé sa croissance ; à ce moment les fémurs du bœuf présentent encore des cartilages de conjugaison dont l'épaisseur est de 2 millimètres. Du côté des instincts, le changement est profond : l'allure calme, tranquille, presque indolente du bœuf s'oppose nettement au caractère violent et irascible du taureau ; cela coïncide avec l'abolition complète de tout penchant sexuel chez le bœuf.

On observe des différences comparables entre le cheval hongre et l'étalon ; il s'y ajoute des modifications du pelage : la queue et la crinière sont moins longues chez le castrat. Dans l'espèce ovine, Cornevin a montré que la laine est, par contre, plus fine et plus abondante chez le mouton castré.

L'étude du chat castré a été faite par Retterer et Lelièvre ; ils ont constaté que l'ablation du testicule entraînait l'atrophie de la prostate et empêchait le développement des odontoïdes cornés qui recouvrent le gland du chat.

3° *Cas du Cerf.* — Des expériences intéressantes ont été faites par Röhig sur le cerf, dont le bois ou andouiller tombe chaque année. Si la castration est pratiquée quand l'animal est jeune, les bois ne poussent pas. Si elle est pratiquée au moment où les bois commencent à pousser, ils cessent de s'allonger et restent petits. La castration peut être faite au moment où les bois ont atteint leur dimension normale ; ils tombent bientôt, et se reforment, mais, au lieu de reprendre leur aspect normal, ils poussent irrégulièrement, formant une touffe de brins courts (bois en perruque).

Buffon a signalé, d'autre part, que « le cerf castré n'éprouve « plus les ardeurs du rut ; les signes qui l'accompagnent dispa- « raissent aussi : il n'y a plus de venaison (graisse dont le cerf « se charge en été), plus d'enflure au col ou à la gorge, et il « devient d'un naturel plus doux et plus tranquille ».

4° *Oiseaux.* — Chez les Oiseaux, la castration a été appliquée principalement à la volaille, en vue d'obtenir des sujets plus

aptes à l'engraissement. Avant l'introduction de races à croissance rapide, le *chaponnage* constituait en France une pratique courante, dans laquelle les éleveurs acquéraient assez vite l'habileté opératoire nécessaire. Les sujets opérés ou chapons sont différents des coqs normaux, mais leur description a donné lieu bien souvent à des relations contradictoires. Ainsi, la crête est plus petite ; mais les éleveurs ont l'habitude de couper la crête aux chapons afin de les distinguer plus facilement des autres coqs ; on leur coupait également les ergots. On admet d'une façon générale que le chapon peut chanter, mais son chant serait enroué, semblable à celui des coquelets en métamorphose sexuelle. Le chapon est d'un caractère doux, à l'encontre de ce qu'on observe chez les coqs qui sont, entre eux, irascibles, violents, batailleurs. Les instincts sexuels sont absents ; les chapons ne recherchent pas les femelles ; ils ont enfin une prédisposition à conduire les groupes de poussins.

5° *Batraciens.* — La castration de la Grenouille et du Triton a conduit à des résultats intéressants. Chez la grenouille, différents auteurs, Nussbaum, Steinach, Meisenheimer, Busquet, ont observé que, chez l'animal castré, le coussinet du pouce antérieur ne se développe pas ; l'hypertrophie périodique des muscles antérieurs ne se produit pas ; le réflexe de l'embrassement est impossible à provoquer. La castration du *Triton cristatus* supprime également les caractères sexuels secondaires, comme l'a montré Bresca : la crête dorsale ne se développe pas, ni la marbrure dorsale de la tête qui caractérisent le mâle au moment de la reproduction.

6° *Crustacés.* — La castration n'a pas été pratiquée systématiquement chez les Crustacés, mais un phénomène biologique du plus haut intérêt a permis néanmoins à Giard d'en observer les résultats chez les Crabes : il s'agit de la *castration parasitaire*, c'est-à-dire de l'atrophie des glandes génitales, sous l'influence d'un parasite, du groupe des Cirripèdes, la Sacculine. Ce curieux parasite se présente sous la forme d'un sac coincé sous l'abdomen du crabe ; il émet dans l'intérieur de son hôte une foule de filaments rhizoïdes qui se ramifient abondamment dans toutes les parties, même jusqu'à l'extrémité des pattes et assurent la nutrition de la sacculine aux dépens du Crabe. Si c'est un crabe mâle, ses glandes génitales sont peu à peu détruites et son abdomen

prend l'aspect femelle : les anneaux s'élargissent comme chez la femelle et ceux de la partie médiane se séparent plus ou moins.

G. Smith a fait des observations du même genre chez les crabes du genre *Inachus* qui peuvent être également parasités par les Sacculines; l'inversion sexuelle est encore plus complète; non seulement l'abdomen change de forme, mais il acquiert même les petites pattes, propres aux femelles : en outre les pinces restent grêles comme chez la femelle. Enfin, ayant établi préalablement qu'il existe une différence dans la teneur en graisses du sang, d'un sexe à l'autre, G. Smith observe que la castration parasitaire du mâle ramène la teneur en graisses du sang à la même valeur que chez les femelles normales.

7° *Insectes.* — La castration chez les insectes revêt un aspect spécial du fait de la métamorphose. Si l'on veut la pratiquer à temps, de façon à agir sur les caractères sexuels secondaires, il est nécessaire de la faire porter, non sur l'insecte parfait, dont les caractères sexuels sont, tout de suite, pleinement épanouis, mais sur la larve ; aussi les expérimentateurs ont-ils, de préférence, fait l'ablation des glandes génitales chez les chenilles.

Oudemans a castré des chenilles mâles de *Lymantria dispar ;* il n'a constaté aucune modification dans les caractères sexuels secondaires. Kellog a opéré les chenilles de *Bombyx mori* sans réussir à troubler l'évolution sexuelle de l'insecte parfait.

Meisenheimer reprend les expériences d'Oudemans : il fait porter ses expériences sur 600 chenilles de *Lymantria dispar*, qu'il castre entre la 2e et la 3e mue : même résultat négatif.

Signalons enfin que des expériences semblables ont été faites par Regen sur *Gryllus campestris*, dont la larve est castrée ; les grillons qui en résultent ont tous leurs caractères mâles.

II. Conclusions. — De l'ensemble de ces travaux se dégagent des idées contradictoires. Si l'on retient les faits relatifs aux Mammifères et aux Batraciens, l'on doit admettre que la castration prépubérale des mâles retentit sur l'évolution des caractères sexuels secondaires ; elle arrête plus ou moins cette évolution et tend à diminuer l'écart qui sépare le mâle de la femelle. Comme ces faits sont nombreux et sont les plus classiques, on en a conclu que *le testicule conditionne les caractères sexuels secondaires.*

Une telle généralisation est illégitime, si l'on envisage les résultats négatifs de la castration chez les Insectes : ici, on ne peut conclure à un tel conditionnement, puisque *les caractères sexuels secondaires y sont complètement indépendants du testicule.*

Si l'on retient enfin le cas des Oiseaux gallinacés, on y découvre une confusion déconcertante. D'après Sellheim, le plumage des coqs castrés aurait une teinte plus vive et des plumes plus développées que celui des mâles normaux : il y aurait donc exagération des caractères sexuels secondaires par la castration ; d'autre part Foges, qui admet aussi cette action sur le plumage, fournit dans son mémoire une mensuration d'ergot et en conclut que la croissance de cet appendice est diminuée chez le castrat : dans ce cas, la castration aurait une influence retardatrice. Nous nous trouvons en présence d'effets de sens très différents : exagération de certains caractères (plumage), atténuation ou suppression totale de certains autres (éperons, instincts).

Dans le but d'éclaircir ces divers points, nous avons entrepris plusieurs séries d'expériences sur les coqs.

CHAPITRE III

LA CASTRATION PRÉPUBÉRALE CHEZ GALLUS DOMESTICUS

Description des caractères sexuels secondaires chez le coq domestique. — Leur évolution. — La castration : mode opératoire. — Figuration des résultats. — Croissance isogonique et croissance hétérogonique. — Graphiques relatifs à la première série : 3 témoins, 3 castrats. — Deuxième série d'expériences : 1 témoin, 3 castrats.

Le coq domestique (*Gallus domesticus*) fournit un matériel de choix pour les recherches relatives aux caractères sexuels secondaires, en raison de la grande variété des caractères qui le distinguent de la femelle. Phanères, organes érectiles, instincts sexuels, chant, contribuent à donner au coq une physionomie particulière.

I. Caractères sexuels secondaires des coqs. — 1° *Description.* — Lorsqu'on examine les sujets adultes d'une basse-cour, on observe tout de suite une différence frappante entre les coqs et les poules. Les coqs sont habituellement plus gros et plus élancés que les poules. Ils se tiennent plus verticalement. Sur leur tête se dresse une crête d'un rouge sanglant (fig. 1), prolongée par de petits *crétillons*, et recouverte de papilles arrondies d'où le sang s'écoule à la moindre égratignure. Sous la gorge

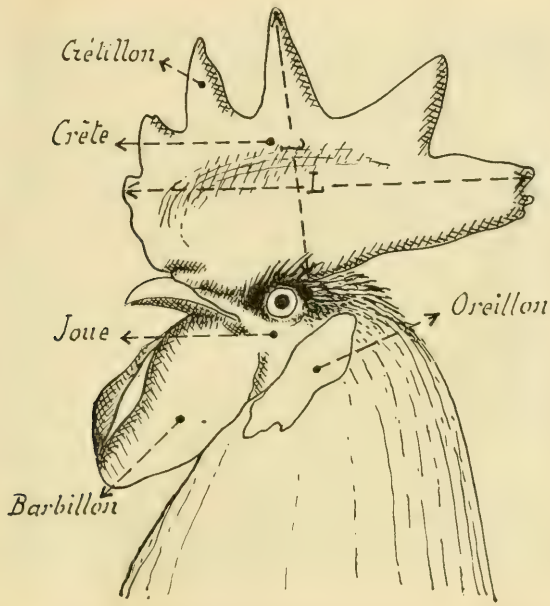


Fig. 1. — Tête de coq adulte. Crête, barbillons, oreillons, joues.

pendent deux *barbillons* incurvés également injectés de sang ; autour des yeux la peau est à nu, formant deux *joues* assez étendues en arrière desquelles se trouve une sorte de caroncule boursouflé et plissé, nommé *oreillon*. Chez la poule, les mêmes organes existent, mais ils sont petits : la crête, mince, retombe parfois sur le côté ; les barbillons sont peu développés et les oreillons, lisses : au lieu d'être injectés de sang, ces organes sont le plus souvent pâles et farineux : cet aspect spécial tient à un phénomène de desquamation épithéliale facile à observer.

Du côté du plumage, les différences ne sont pas moins frap-

pantes (fig. 2 et 3) : le coq présente autour du cou (sauf en avant) une garniture de plumes effilées et souples, qui retombent vers le bas et forment *le camail :* on retrouve les mêmes plumes dans la région lombaire *(lancettes) :* les plumes de la queue sont encore plus caractéristiques : au-dessus des plumes droites et rigides de la queue, semblables à celles de la poule, s'élèvent deux grandes plumes, beaucoup plus longues que les autres, insérées sur la partie terminale du croupion, retombant en arrière

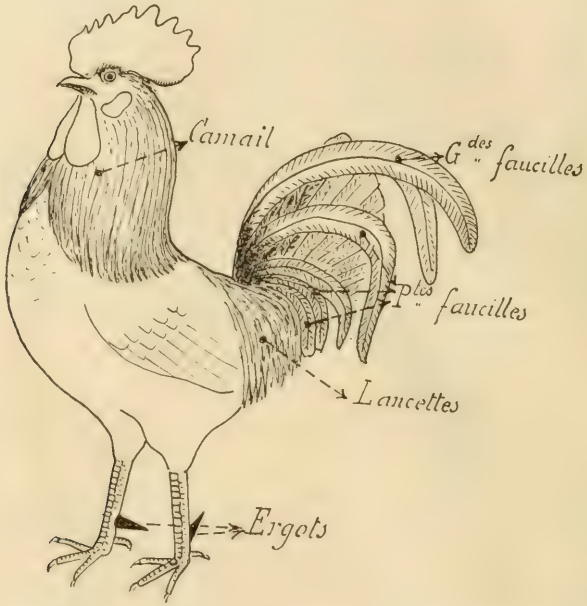


Fig. 2. — Aspect extérieur du coq. Plumage (camail, lancettes, faucilles) ; ergots.

suivant une courbe élégante : ce sont les *grandes faucilles :* latéralement poussent des plumes plus petites, également recourbées, qui recouvrent la base des plumes droites et forment transition entre les grandes faucilles et les lancettes : on leur donne le nom de *petites faucilles.*

Dans certaines races, on peut noter des différences de pigment ; elles ne prennent leur valeur qu'à la puberté : par exemple, dans la race Faverolles, le mâle a un plumage blanc mélangé de noir bleuté, tandis que la femelle est de couleur saumon. Les coqs de

race Dorking ont un superbe plumage où le rouge, l'or se mêlent au vert métallique le plus brillant ; la femelle a une livrée plus terne, de couleur gris fauve.

Les pattes des coqs portent chacune une tige osseuse, tournée vers le plan médian du corps, nommée *ergot* ou *éperon ;* elle est plus ou moins pointue à l'extrémité, plus ou moins recourbée : c'est une arme dont les mâles se servent dans leurs luttes.

Le coq est essentiellement *batailleur*. Quand plusieurs mâles

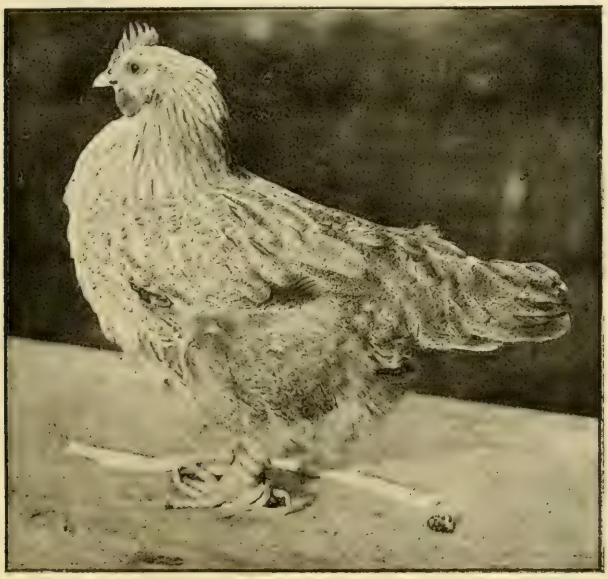


Fig. 3. — Poule adulte : crête et barbillons peu développés ; ni camail, ni lancettes, ni faucilles.

occupent le même parquet, ils se livrent de sanglants combats, toujours de la même façon. Les deux rivaux foncent l'un vers l'autre, s'arrêtent face à face, se défient, les yeux dans les yeux, la tête rasant le sol, le camail hérissé ; puis ils se lancent l'un contre l'autre, cherchant à se déchirer à grands coups de bec et d'ergots ; après quelques secondes de lutte, ils reprennent du champ, se figent à nouveau dans l'attitude du défi ; bientôt ils recommencent l'assaut : la scène continue jusqu'à ce que l'un

tombe épuisé ou s'enfuie. L'autre pousse alors un coquerico vainqueur.

L'acte sexuel du coq est précédé d'une cour rapide : l'animal se présente face à la femelle en baissant la tête et en déployant vers le sol une des ailes, après quoi, il tournoie autour de la poule et la coche.

2° *Evolution normale.* — Ces caractères sexuels secondaires n'apparaissent pas dès la sortie de l'œuf, et, quand les poulets sont très jeunes, il est impossible, d'après l'aspect extérieur, de distinguer les mâles des femelles. Un mois après la naissance, les différences commencent à poindre : les plumes de la queue sont plus longues chez la poulette, et la crête est un peu plus grande chez le poussin mâle. Le cri est le même, un cri monosyllabique, plus ou moins aigu.

Vers la fin du deuxième mois, ces différences s'accentuent : c'est alors que commence à évoluer le plumage du coq. Il débute par l'apparition du camail, bientôt suivi des lancettes ; les faucilles s'épanouissent un peu plus tard.

Vers le troisième mois, dans les conditions normales, l'instinct sexuel se manifeste et en même temps le chant si caractéristique du coq. Durant une période de transition, il semble que l'animal essaie, sans y parvenir complètement, de pousser son coquerico ; son cri enroué, saccadé, se termine d'une façon brève ; peu à peu la voix s'épure, prend son timbre normal, son rythme vrai et en quelques jours la transformation est achevée. C'est à ce moment que les ergots soulèvent la peau et pointent au dehors en s'allongeant peu à peu, tandis que la crête grandit rapidement, devient turgescente, prend sa couleur caractéristique et définitive. En résumé, c'est vers le troisième mois que se produit chez le coq la métamorphose sexuelle, la crise de puberté. Ajoutons que, dans quelques races à croissance lente, cette crise se produit à un âge plus avancé ; de même si les animaux appartiennent à des couvées écloses tardivement. Ainsi, dans nos expériences, des coquelets de race Orpington fauve, nés en août, n'ont pris leurs caractères définitifs qu'au mois d'avril suivant, c'est-à-dire à l'âge de huit mois.

II. Castration. — 1° *Moment.* — A quel moment pratiquer la castration ? Sans doute le plus tôt possible, en tout cas avant

l'apparition des caractères sexuels. Dans nos expériences, nous avons opéré sur des poulets de deux à trois mois, (fig. 4) à la poussée du camail. Le testicule était le plus souvent gros comme un petit haricot (fig. 5) : à l'examen histologique, nous lui trou-

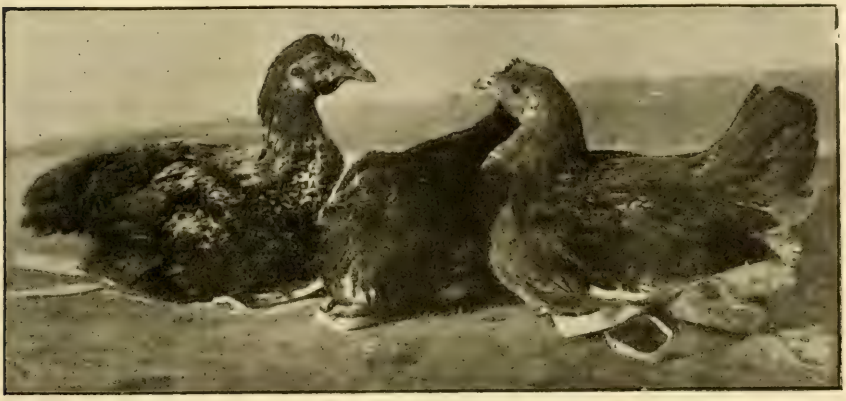


Fig. 4. — Jeunes poulets mâles de deux mois et demi : caractères mâles non développés.

vons tantôt une structure embryonnaire (grandes et petites cellules, tissu interstitiel intertubulaire), tantôt une structure plus évoluée, la préspermatogenèse ayant commencé.

2° *Mode opératoire.* — L'opération est faite d'après le procédé américain,

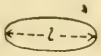


Fig. 5. — Testicule de coquelet de trois mois (grandeur moyenne).

qui nous a été indiqué obligeamment par M. le Professeur Cadiot, de l'Ecole vétérinaire d'Alfort.

L'animal, préalablement *anesthésié* à l'éther, est couché latéralement et ligaturé sur la table d'opération. On le dépouille de ses plumes dans la partie latéro-postérieure. Une *incision* de 3 centimètres environ est pratiquée à l'aide du bistouri suivant le dernier espace intercostal, ce qui permet l'accès dans la cavité abdominale. Les lèvres de la fente étant séparées à l'aide d'écarteurs, on coupe délicatement les deux plans du sac aérien abdominal et l'on aperçoit le testicule appendu à la région dorso-lombaire. *On l'insère dans une pince à mors fenêtré* dans laquelle il doit être à peu près circonscrit, on le tord, puis *on tire sans toutefois forcer.* Il se détache sans hémorragie.

On suture l'incision et on retourne l'animal pour opérer de la même façon de l'autre côté.

Le coq ainsi opéré reprend tout de suite sa vie normale ; il est bon, cependant, de lui enlever toute possibilité de se percher pendant trois ou quatre jours.

III. Mensurations. — Les animaux ainsi traités étaient pesés à intervalles réguliers et soumis à des *mensurations* périodiques : longueur de la crête (prise de l'origine à l'extrémité postéireure), (fig. 1) hauteur des barbillons, longueur des ergots ; ils étaient *photographiés* lorsque leur plumage présentait des particularités susceptibles d'être rendues par l'image ; enfin tous les phénomènes intéressants étaient notés relativement à l'apparition et à la modalité du chant, à l'instinct sexuel et, d'une façon plus générale, aux mœurs des sujets en expérience.

A l'autopsie nous vérifions l'intégrité de la castration ; nous notons, en vue de recherches ultérieures, le poids du foie et l'adiposité, celle-ci étant appréciée d'après la quantité de graisse localisée sur le pourtour de l'abdomen.

Les chiffres obtenus ont été réunis en tableaux et ont servi à faire des graphiques synthétiques. Nous y avons rassemblé les données principales, c'est-à-dire : racine cubique du poids, longueur des ergots, de la crête, date de l'apparition de l'instinct sexuel, etc. Nous avons considéré comme inutile de tracer la courbe de croissance des barbillons, cette courbe étant comparable à celle de la crête.

Croissance isogonique et hétérogonique. — La comparaison de la *longueur de la crête à la racine cubique du poids* et non au poids lui-même s'impose : si la crête suivait exactement la même loi de développement que les autres parties du corps, sa longueur évoluerait proportionnellement à la longueur du corps, laquelle est elle-même proportionnelle à la racine cubique du poids. Dans la représentation graphique, nous constaterions que le rapport est constant entre l'ordonnée de la courbe de $\sqrt[3]{P}$ à un moment donné et l'ordonnée de la courbe de la crête au même moment. Il n'y aurait pas lieu, dans ce cas, de parler de croissance spéciale ou de conditionnement ; la crête serait régie par les conditions générales qui président au développement de l'organisme.

Si au contraire, on remarque, à partir d'un point donné, une

discordance entre les deux courbes, si, plus précisément, la courbe de la crête devient brusquement ascendante alors que la courbe de $\sqrt[3]{P}$ monte peu ou reste en palier, on doit en conclure que la crête est alors soumise à une action spéciale qui se déclenche à partir de ce point. On pourrait donner le nom de *croissance iso-*

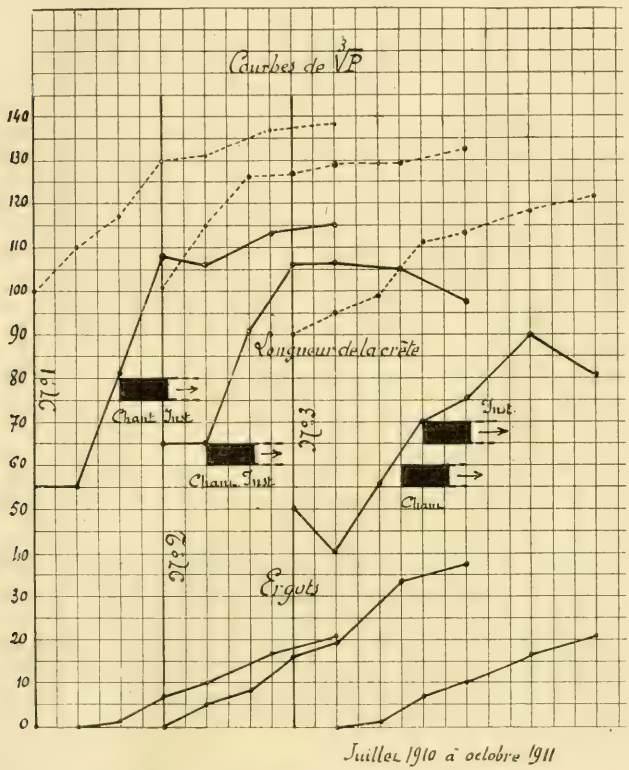


Fig. 6. — Graphique relatif aux coqs nos 1, 2, 3. En abscisses les temps, en ordonnée la longueur des ergots, de la crête et la valeur de $\sqrt[3]{P}$. Remarquer la croissance rapide de la crête et l'allongement régulier des ergots.

gonique à la croissance qui suit la marche générale de l'organisme et de *croissance hétérogonique* à la croissance spéciale ou conditionnée.

*
* *

N° 1. Témoin. Race mélangée. Né le 30 avril 1910

Date	Poids		Organes érectiles			Plumage			Ergots	Instincts	
	En gr.	$\sqrt[3]{P}$	Crête	Barbillons	Aspect	Camail	Lancettes	Faucilles		Chant	Ardeur sexuelle
27 juillet . .	1.037	102	55.31	30.40	rougeâtre	—	0	0	0	0	0
3 octobre .	1.345	110,5	55.31	30.40	id.	—	—	—	2	»	»
23 novembre	1.627	117	82.45	42.55	sanglant	»	—	—	2	—	—
22 décembre	2.080	128	110.60	60.60	»	»	»	»	4	»	»
13 février .	2.190	130	108.64	70.55	»	»	»	»	10	»	»
11 avril . .	2.274	131,5	106.58	70.45	»	»	»	»	13	»	»
13 juillet . .	2.590	137	113.57	74.42	»	»	»	»	21	»	»
18 octobre .	2.610	137,5	115.64	68.54	»	»	»	»	29	»	»

Autopsié le 18 octobre 1911.
Testicules : 12 gr. 5.
Foie : 36 gr.
Graisse développée ; masse adipeuse péritonéale : 60 gr.

N° 2. Témoin. Race mélangée. Né le 30 avril 1910

Date	Poids		Organes érectiles			Plumage			Ergots	Instincts	
	En gr.	$\sqrt[3]{P}$	Crête	Barbillons	Aspect	Camail	Lancettes	Faucilles		Chant	Ardeur sexuelle
1er septemb.	1.017	101	65.38	30.35	rougeâtre	—	—		0	0	0
3 octobre .	1.519	115	65.40	30.40	sanglants	—	—	—	5	—	—
23 novembre	2.017	126	92.60	45.52	»	—	—	—	8	»	»
22 décembre	2.110	128	110.60	46.60	»	»	»	»	10	»	»
13 février. .	2.070	127	105.70	45.70	»	»	»	»	16	»	»
11 avril. . .	2.154	129	105.66	35.64	»	»	»	»	19	»	»
13 juillet . .	2.138	129	105.64	35.64	»	»	»	»	33	»	»
20 octobre .	2.395	133	97 66	25.52	»	»	»	»	37	»	»

Autopsié le 31 octobre 1911.
Testicules : 9 gr.
Foie : 33 gr.
Graisse peu développée ; masse adipeuse péritonéale : 42 gr.

N° 3. Témoin. Coq Leghorn de race petite. Né le 30 avril 1910

Date	Poids		Organes érectiles			Plumage			Ergots	Instincts	
	En gr.	$\sqrt[3]{P}$	Crête	Barbillons	Aspect	Camail	Lancettes	Faucilles		Chant	Ardeur sexuelle
27 juillet . .	735	90	50,28	28,20	rougeâtres	—	0	0	0	0	0
3 octobre .	874	95,5	40,18	25,20	»	—	—	—	0	»	»
23 novembre	969	99	55,35	35,30	sanglants	—	—	—	1	»	»
22 décembre	1.135	104	60,40	35,35	»	»	»	»	4	»	»
13 février. .	1.360	111	70,38	40,42	»	»	»	»	7	—	—
11 avril. . .	1.504	114	75,45	51,50	»	»	»	»	10	»	»
13 juillet . .	1.649	118	90,56	59,58	»	»	»	»	17	»	»
20 octobre .	1.798	121,7	81,48	41,60	»	»	»	»	21	»	»

Autopsié le 20 octobre 1911.
Testicules : 14 gr. 5.
Foie : 32 gr.
Graisse peu développée ; masse adipeuse péritonéale : 32 gr.

N° 4. Castrat. Race mélangée à dominante Leghorn. Né le 30 avril 1910. Castré le 29 juillet 1910

Date	Poids		Organes érectiles			Plumage			Ergots	Instincts	
	En gr.	$\sqrt[3]{P}$	Crête	Barbillons	Aspect	Camail	Lancettes	Faucilles		Chant	Activité sexuelle
29 juillet . .	910	96	60,30	26,26	farineux	—	0	0	0	0	0
3 octobre .	1.345	110	53,25	25,20	»	—	—	—	3	»	»
23 novembre	1.604	116	53,27	25,18	»	»	—	—	5	»	»
22 décembre	1.696	119	55,25	25,20	»	»	»	»	7	»	»
13 février. .	1.884	123	52,25	25,20	»	»	»	»	9	»	»
11 avril. . .	1.944	124	50,25	25,25	»	»	»	»	13	»	»
15 mai . . .	1.998	126	52,26	28,20	»	»	»	»	15	»	»
11 juillet . .	2.129	128.	50,26	32,25	»	»	»	»	20	»	»
23 octobre .	2.539	136	56,27	24,20	»	»	»	»	27	»	»

Autopsié le 23 octobre 1911.
Testicules absents.
Foie : 32 gr.
Graisse abondamment développée ; masse adipeuse péritonéale : 220 gr.

N° 5. Castrat. Race mélangée à dominante Leghorn blanc. Né le 30 avril 1910. Castré le 1er septembre 1910.

Date	Poids		Organes érectiles			Plumage			Ergots	Instincts	
	En gr.	$\sqrt[3]{P}$	Crête	Barbillons	Aspect	Camail	Lancettes	Faucilles		Chant	Ardeur sexuelle
1er septemb.	925	97	40.15	24.20	farineux	0	—	0	0	0	0
3 octobre .	1.046	102	40.20	25.17	»	—	—	—	2	»	»
23 novembre	1.291	108	40.20	25.17	»	—	»	—	5	»	»
9 décembre	1.215	106	40.20	25.17	»	»	»	»	5	»	»
22 décembre	1.127	104	40.20	25.17	»	»	»	»	6	»	»

Meurt accidentellement le 22 décembre 1910.
Testicules absents.

N° 6. Castrat. Race mélangée. Né le 30 avril 1910. Castré le 30 juillet 1910

Date	Poids		Organes érectiles			Plumage			Ergots	Instincts	
	En gr.	$\sqrt[3]{P}$	Crête	Barbillons	Aspect	Camail	Lancettes	Faucilles		Chant	Ardeur sexuelle
30 juillet.. .	1.012	100	50.25	25.30	farineux	—	0	0	0	0	0
3 octobre .	1.340	110	43.20	25.20	»	—	—	—	0	»	»
23 novembre	1.557	115	42.20	25.23	»	»	—	—	6	»	»
22 décembre	1.985	126	45.25	25.20	»	»	»	»	8	»	»
13 février. .	2.185	129	45.25	20,20	»	»	»	»	10	»	»
11 avril. . .	2.174	129	45.20	25.24	»	»	»	»	12	»	»
15 mai . . .	2.181	129	45.22	30.30	»	»	»	»	15	»	»
13 juillet . .	2.267	131	42.22	25.23	»	»	»	»	20	»	»
18 octobre .	2.468	135	55.25	30.28	»	»	»	»	24	»	»

Autopsié le 18 octobre 1911.
Testicules absents.
Foie : 25 gr.
Graisse abondamment développée: masse adipeuse péritonéale : 195 gr.

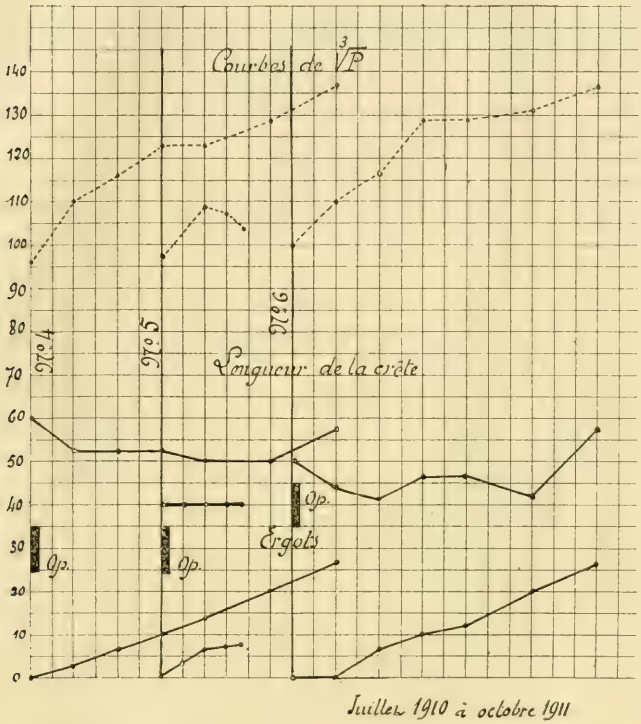


Fig. 7. — Graphique relatif aux castrats nos 4, 5 et 6 : la crête ne s'allonge guère ; les ergots se développent normalement.

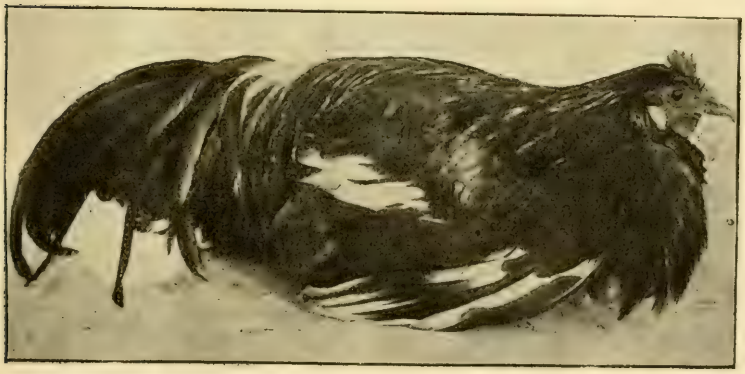


Fig. 8. — Photographie no 4 (prise le 27 décembre 1910). Crête et barbillons minuscules. Plumage mâle particulièrement fourni.

IV. Expériences personnelles. — 1° *Série I.* — 6 coquelets sont mis en expérience à la Station Physiologique du Collège de France. Ils proviennent d'un même élevage, mais sont de race plus ou moins mélangée. La castration est effectuée dès l'âge de trois mois, au moment où les caractères sexuels secondaires vont commencer à apparaître. Le chant n'a pas encore évolué ; en outre, les instincts sexuels sont absents (voir tab. 1, 2, 3, 4, 5, 6 et graph. fig. 6 et 7).

2° *Série II.* — Dans la première série d'expériences, la castra-

Fig. 9. — Dessin de l'animal n° 6 (d'après une photographie prise le 27 décembre 1910). Crête petite. Le plumage est celui d'un coq, mais la queue est presque droite. Faucilles peu développées.

tion n'a amené aucun changement dans l'évolution du plumage ou des ergots. On peut objecter qu'elle a été pratiquée trop tardivement, à un moment où les caractères en question étaient déjà potentiellement développés. Il ne serait pas absurde, en effet, de penser qu'une stimulation temporaire précoce puisse avoir, pour l'évolution sexuelle, une influence définitive.

Pour échapper à cette critique, nous avons fait une deuxième série d'expériences où la castration a été effectuée à plus tôt.

N° 7. Castrat. Né le 16 août 1910. Castré le 9 novembre 1910.

Date	Poids		Organes érectiles			Plumage			Ergots	Instincts	
	En gr.	$\sqrt[3]{P}$	Crête	Barbillons	Aspect	Camail	Lancettes	Faucilles		Chant	Ardeur sexuelle
9 novembre	»		35.15	20.13	farineux	—	—	0	0	0	0
23 novembre	1.142	104,3	35.15	20.13	»	—	—	»	0	»	»
22 décembre	1.222	106,1	35.15	20.13	»	—	—	»	0	»	»
13 février. .	1.889	123,7	40.18	25.15	»	—	—	—	2	»	»
11 avril. . .	2.534	136,3	45.20	30.20	»	»	»	—	8	»	»
15 mai . . .	2.617	137,6	45.22	30.20	»	»	»	»	10	»	»
20 juillet . .	2.602	137,5	48.22	30.24	»	»	»	»	15	»	»
20 octobre .	3.620	153,5	59.28	32.19	»	»	»	»	22	»	»

Autopsié le 31 octobre 1911.
Testicules absents (sauf un petit nodule fixé à une côte, à 5 cm. de la position normale de l'organe. Foie : 43 gr.
Graisse assez abondante ; masse adipeuse péritonéale : 90 gr.

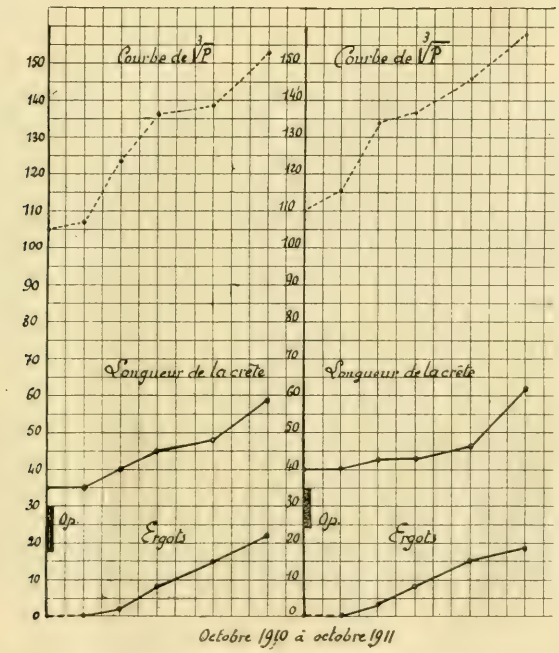


Fig. 10. — Graphique relatif aux castrats Orpington fauve nos 7 et 8.

N° 8. Castrat. Né le 16 août 1910. Castré le 9 novembre 1910.

Date	Poids		Organes érectiles			Plumage			Ergots	Instincts	
	En gr.	$\sqrt[3]{P}$	Crête	Barbillons	Aspect	Camail	Lancettes	Faucilles		Chant	Ardeur sexuelle
9 novembre	»		40.15	20.18	pâles	—	—	0	0	0	0
23 novembre	1.369	110,7	40.15	20.18	»	—	—	0	0	»	»
22 décembre	1.595	116,6	40.15	20.18	»	—	—	0	0	»	»
13 février. .	2.435	134,5	42.18	30.22	»	—	—	—	3	»	»
11 avril. . .	2.546	136,5	42.18	30.25	»	—	—	—	8	»	»
15 mai . . .	2.766	140,5	45.20	32.20	»	—	—	—	10	»	»
20 juillet . .	3.105	145,8	45.20	35.26	»	»	»	»	15	»	»
20 octobre .	3.930	157,8	62.28	40.25	»	»	»	»	18	»	»

Autopsié le 31 octobre 1911.
Testicules absents.
Foie : 37 gr.
Graisse très abondante ; masse adipeuse péritonéale : 252 gr.

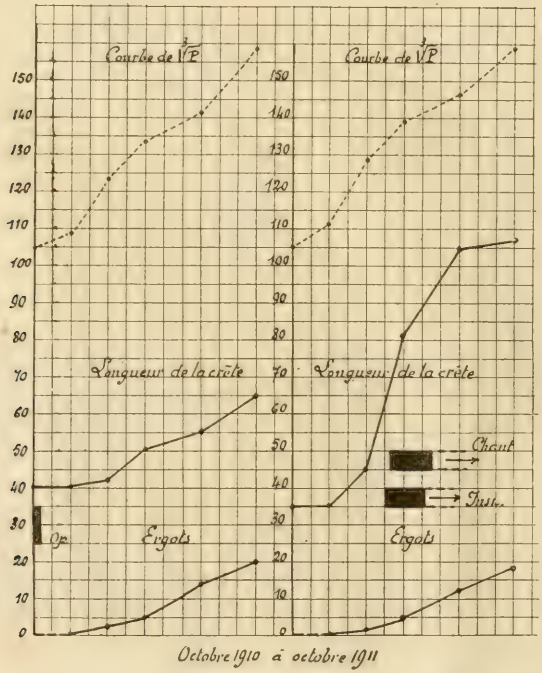


Fig. 11. — Graphique relatif aux sujets nos 9 et 10. N° 9 : castrat. N° 10. Témoin.

N° 9. Castrat. Né le 16 août 1910. Castré le 9 novembre 1910.

Date	Poids		Organes érectiles			Plumage			Ergots	Instincts	
	En gr.	3 — P	Crête	Barbillons	Aspect	Camail	Lancettes	Faucilles		Chant	Ardeur sexuelle
9 novembre	»		40.15	20.16	farineux	—	—	0	0	0	0
23 novembre	1.172	105,1	40.15	20.16	»	—	—	0	0	0	0
22 décembre	1 303	109,2	40.15	20.16	»	—	—	0	0	»	»
13 février. .	1.914	124,0	42.18	32.15	»	—	—	—	2	»	»
11 avril. . .	2.374	133,4	50.27	35.30	»	—	—	—	5	»	»
15 mai . . .	2.679	138,9	55.27	37.24	»	»	—	—	8	»	»
20 juillet . .	2.797	140,9	55.27	35.30	»	»	»	»	13	»	»
20 octobre .	4.014	158,9	65.30	37.30	»	»	»	»	20	»	»

Autopsié le 31 octobre 1911.
Testicules absents.
Foie : 37 gr.
Graisse très abondante ; masse adipeuse péritonéale : 190 gr.

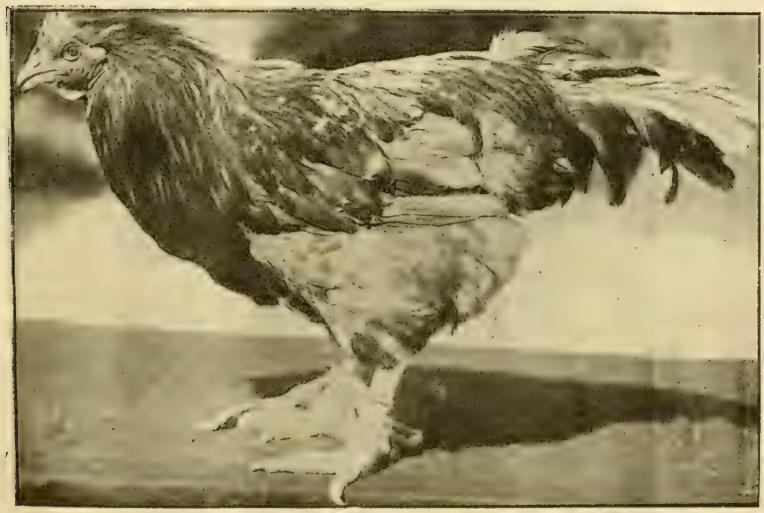


Fig. 12. — Photographie du n° 7, en mai 1911. Plumage de coq, tête de poulet.

N° 10. Témoin. Né le 16 août 1910.

Date	Poids		Organes érectiles			Plumage			Ergots	Instincts	
	En gr.	$\sqrt[3]{P}$	Crête	Barbillons	Aspect	Camail	Lancettes	Faucilles		Chant	Ardeur sexuelle
9 novembre	»		35.15	20.10	pâles	—	—	»	0	0	0
23 novembre	1.152	104,6	35.15	20.10	»	—	—	»	0	»	»
22 décembre	1.350	110,5	35.15	20.10	»	—	—	—	0	»	»
13 février. .	2.060	127,3	45.22	29.25	»	—	—	—	1	»	»
11 avril. . .	2.684	136,8	82.45	45.50	sanglants	—	—	—	4	—	—
15 mai . . .	2.822	141,3	89.44	40.58	»	»	»		7	»	»
20 juillet . .	3.141	146,4	105.56	55.58	»	»	»		12	»	»
20 octobre .	3.985	158,4	106.57	59.60	»	»	»		18	»	»

Autopsié le 31 octobre 1911.
Testicules : 28 gr.
Foie : 47 gr.
Graisse absente ; masse adipeuse péritonéale : 10 gr.

Fig. 13. — Photographie du même en octobre 1911. Plumage mâle, abondant. Crête petite.

Nous nous sommes servi de coquelets de race Orpington fauve, nés en août, à évolution sexuelle *particulièrement lente* : l'ablation des glandes génitales est faite *quelques mois* avant l'apparition des caractères sexuels secondaires. Ces animaux

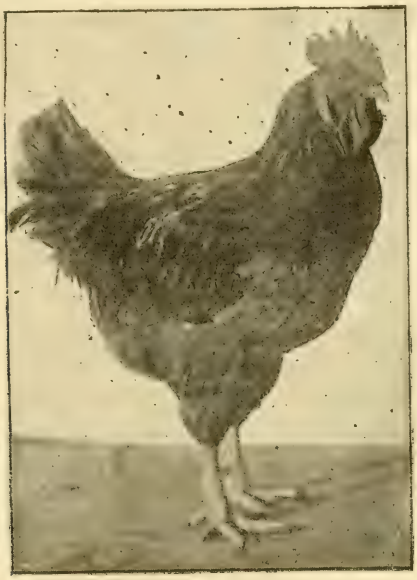


Fig. 14. — Photographie du coq Orpington fauve n° 10 prise en octobre 1911. Crête développée. Plumage caractéristique ; queue relativement courte.

offrent en outre l'avantage d'être de race pure et les mensurations qui les concernent sont particulièrement comparables.

Quatre animaux de même race et de même couvée, nés le 16 août 1910. L'aspect au moment de la castration est celui de poulets indifférenciés, sauf quelques plumes du cou. L'un d'eux est conservé comme témoin, les trois autres sont castrés. Le témoin ne présentera sa crise de puberté qu'en avril 1911 (voir tab. 7, 8, 9, 10 et graph. fig. 10 et 11).

CHAPITRE IV

DISCUSSION DES RÉSULTATS

Evolution des caractères sexuels secondaires chez le mâle normal. — Croissance hétérogonique de la crête. — Ergots et plumage. — Courbe de croissance du testicule. — Influence de la castration chez le coq. — Les organes érectiles chez le castrat. — Indépendance du plumage et des ergots. — Les instincts du chapon. — Conclusions.

L'examen comparatif des tableaux et des graphiques (fig. 6, 7, 10 et 11) nous conduit à des conclusions précises que nous grouperons en deux catégories suivant qu'elles intéressent le mâle normal ou le castrat. Chez le mâle normal, ces conclusions se rapportent à l'évolution des caractères sexuels secondaires ; chez le castrat, il s'agit des perturbations apportées dans le développement de ces caractères par l'ablation des glandes génitales.

I. Evolution des caractères sexuels secondaires chez le mâle normal. — Il ressort très nettement de nos expériences que le plumage mâle (camail, lancettes, faucilles) fait son apparition entre le deuxième et le troisième mois, tout au moins chez les coqs dont la croissance est normale. Les ergots pointent vers la fin du troisième mois, au moment où l'animal entre en possession de l'instinct sexuel et de la faculté du chant. L'instinct sexuel se manifeste tout de suite avec l'ensemble de ses caractères : recherche de la femelle, ardeur belliqueuse vis-à-vis des mâles rivaux, allant jusqu'à des combats sanglants qui nécessitent souvent l'isolement des sujets.

1° *Croissance de la crête.* — La croissance de la crête est particulièrement suggestive. En même temps qu'elle se développe dans toutes ses dimensions (longueur, largeur, épaisseur) (fig. 6), elle prend une teinte écarlate caractéristique, qui contraste avec l'aspect farineux de la crête du coquelet ou de la poule. Barbil-

'ons, joues, oreillons évoluent d'une façon analogue. L'aspect de ces organes tient à la présence de nombreuses lacunes sous-cutanées, injectées de sang : ce liquide s'écoule en abondance dès que la moindre éraflure lèse leur épiderme délicat : aussi la crête est-elle la partie vraiment vulnérable du coq, celle que l'adversaire essaie d'atteindre et de déchirer avec son bec.

Si l'on compare la courbe de la crête et celle de $\sqrt[3]{P}$, on voit qu'il se produit entre les deux une *discordance* très sensible dès le troisième mois ; il y a alors, à ce moment, *croissance hétérogonique marquée*, qui fait songer immédiatement à un conditionnement spécial.

Il n'est pas sans intérêt de rechercher le *moment précis où s'établit la discordance*, c'est-à-dire le moment où la croissance cesse d'être isogonique pour devenir hétérogonique. Pour cela, il suffit de calculer, à chaque mensuration, le rapport de la longueur de la crête à la longueur de l'animal, représentée conventionnellement par $\sqrt[3]{P}$.

Exemple : Coq Orpington fauve n° 10 à croissance lente.

Rapport de croissance linéaire $\frac{l}{\sqrt[3]{P}}$

Date	Crête	$\sqrt[3]{P}$	Rapport
1910. — 23 novembre.	35	104,6	0,33
22 décembre	35	110,5	0,32
1911. — 13 février	45	127,3	0,35
11 avril	82	136,8	0,59
15 mai.	89	141,3	0,63
20 juillet.	105	146,4	0,72
20 octobre	106	158,4	0,67

La représentation graphique plus suggestive encore que les nombres eux-mêmes montre que la discordance entre la croissance de la crête et celle du corps commence au point A (fig. 15) et qu'elle cesse quand le rapport est 0,7 ; la durée correspondante est de cinq mois durant lesquels la longueur relative de la crête s'est accrue du simple au double ; ensuite, l'isogonie se rétablit, dans l'ensemble, abstraction faite de variations faibles, qui mériteraient néanmoins de retenir l'attention.

2° *Ergots et plumage.* — Alors que la crête et les organes érectiles croissent jusqu'à une certaine limite, qui représente pour eux un équilibre physiologique, les ergots et le plumage ont une croissance indéfinie. En ce qui concerne les ergots, l'*allongement se poursuit à peu près uniformément*, à raison de 15 millimètres à 20 millimètres par an environ, à tel point que l'on peut reconnaître l'âge d'un coq à la longueur de ses éperons. Il est vrai que les ergots tombent parfois et que de ce fait le calcul

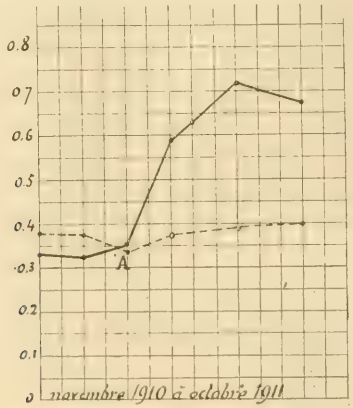


Fig. 15. — Rapport de la longueur de la crête à la longueur théorique du corps chez le coq n° 10 et chez un castrat.

peut être faussé ; d'autre part, certains éleveurs peu scrupuleux ne se font pas faute de couper les ergots de leurs volailles avant de les jeter sur le marché afin de tromper sur la qualité de leurs produits. — Quant au plumage, il est soumis à un remplacement périodique ou mue ; le phénomène se produit en automne et dure deux mois environ ; les vieilles plumes tombent peu à peu tandis que poussent les plumes de remplacement : à ce moment, le coq a l'air d'être en guenilles (fig. 16) et présente l'aspect le plus comique ; mais la livrée change bientôt : le nouveau plumage s'épanouit, aussi brillant et aussi caractéristique que l'ancien (fig. 14).

3° *Croissance du testicule.* — Il est tout indiqué de suivre l'accroissement du testicule, durant l'acquisition des caractères sexuels secondaires. Des mensurations périodiques ne sont pas possibles, en raison de la situation interne de l'organe, mais on

peut tourner la difficulté en notant, lors de chaque autopsie, la longueur axiale de la glande et l'âge de l'animal.

Fig. 16. — Coq normal adulte, en période de mue (octobre 1910).

Signalons d'abord que, chez les coqs adultes de même âge, il peut y avoir une différence du simple au double, sinon dans la longueur, du moins dans le poids du testicule : le coq Orpington fauve nº 4 possède, à l'autopsie, des testicules pesant au total 28 grammes, le poids de l'animal étant de 4 kilogrammes ; chez un autre coq, du poids de 3.300, grammes le poids total des deux organes est de 14 grammes seulement, de tels écarts se trouvent nivelés si l'on prend des moyennes en partant d'un nombre assez grand de sujets. Une autre réserve s'impose, relativement à la vitesse même de la croissance : c'est un fait bien connu que les poulets nés au printemps ont une évolution sexuelle beaucoup plus rapide que ceux qui naissent à la fin de l'été ; aussi bien, il existe des races à croissance naturellement lente : autant de raisons qui peuvent apporter des perturbations dans le rapport cherché entre l'âge et la croissance du testicule.

Voici quelques moyennes qui nous conduisent néanmoins à une courbe assez régulière :

Age	12 j.	24 j.	2 m.	3 m.	4 m.	6 m.
Longueur du testicule en millimètres	2	3	5	15	17	20

Cette variation est comparable à celle que G. Loisel a observée à propos du même organe, chez le moineau domestique, mais dans des conditions un peu différentes : il s'agit de l'évolution périodique du testicule : pendant l'hiver, il est réduit et gros comme une tête d'épingle ; au printemps, il grossit et en mai, il atteint la grosseur d'un pois ou même d'une noisette.

Variation. *a*) *D'après les nombres de* Loisel. — Grand axe du testicule en millimètres :

du 10 janvier au 25 mars. (sans indication de date).	1,3	2	3,8	5,5	8,2	12,5

b) *d'après les graphiques du même auteur* (fig. 17) :

	Janvier		Février		Mars		Avril		Mai
Temps par quinzaines . . .	1	2	1	2	1	2	1	2	
Longueur du testicule en mm.	1,6	1,6	2,7	2,9	4,3	7,0	9,6	10	10,6

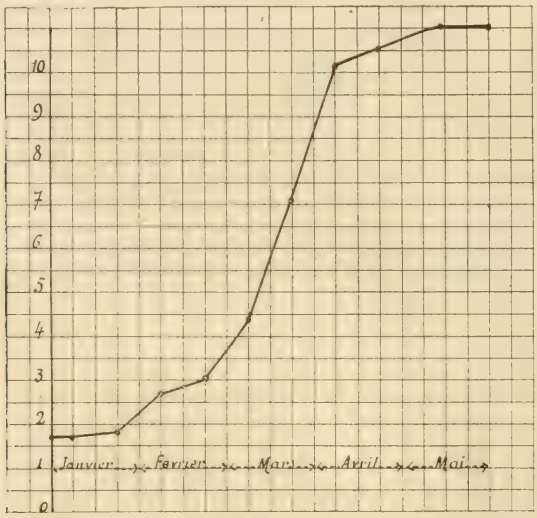


Fig 17. — Accroissement en longueur du testicule du moineau, de janvier à mai, d'après les nombres de G. Loisel.

De ces courbes, on peut tirer les conclusions suivantes :

1° La croissance du testicule chez le poulet ne se fait pas d'une façon uniforme, mais elle augmente assez brusquement, à un moment donné : le fait se produit entre 2 et 3 mois. Chez le moineau domestique, l'augmentation brusque a lieu principalement en mars.

2° Le testicule possède, par rapport au corps, une croissance

nettement hétérogonique ; tandis que la longueur du testicule est décuplée, de 12 jours à 6 mois, ce qui correspond à une augmentation pondérale de 1 à 1000, l'augmentation de poids est loin d'être aussi grande, le poids du poulet de 12 jours étant de 60 à 80 grammes.

Comparaison. — La comparaison s'impose entre la croissance de la crête et la croissance du testicule. Portons au bas du graphique qui représente l'évolution de la crête du n° 1 (fig. 18), la courbe de croissance du testicule, nous voyons que les deux

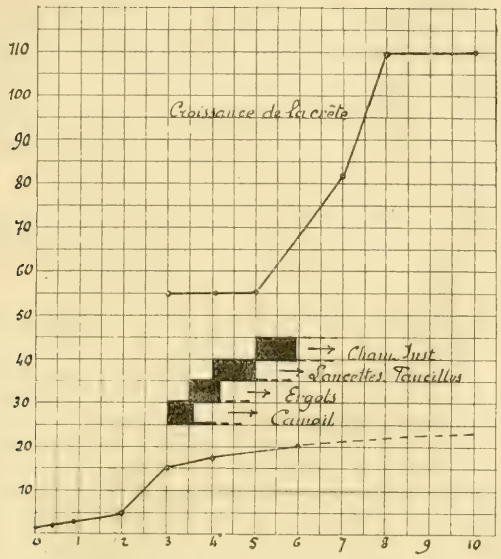


Fig. 18. — Courbe moyenne de croissance du testicule et évolution moyenne des caractères sexuels secondaires chez le coq.

courbes sont semblables. Mais il n'y a pas isochronisme entre les deux tracés ; l'augmentation du testicule précède de quelques semaines celle de la crête. Il semble bien que le testicule doive être développé pour que les caractères sexuels secondaires puissent commencer leur évolution. Nous saisissons ici, d'une façon précise l'idée courante, déjà émise par Aristote, que la puberté ne se produit que si les glandes génitales sont pleinement développées.

II. Influence de la castration chez le coq. — Tous les carac-

tères sexuels secondaires ne sont pas modifiés par la castration, contrairement à ce que pourrait laisser prévoir l'évolution sexuelle du coq; nous considérerons successivement la crête et les organes érectiles, le plumage, les ergots, enfin l'instinct sexuel et le chant.

1° *Organes érectiles.* — La croissance de la crête, des barbillons, des oreillons est influencée d'une façon profonde et il n'est pas besoin, lorsque la castration est complète, de trancher la crête d'un chapon, comme le faisaient les éleveurs, pour le distinguer d'un entier. Ces organes restent petits (fig. 8, 12 et 13), rosés, farineux, presque exsangues. Une éraflure n'y produit qu'une hémorragie insignifiante. Les lacunes sanguines de la crête sont moins développées que chez le coq.

Sans doute, la crête peut continuer à grandir après la castration, mais la croissance est parallèle à celle des autres organes et demeure isogonique.

Un exemple va nous le montrer d'une façon frappante :

Castrat Orpington fauve n° 9, à croissance lente (fig. 10, pointillé).

Rapport de croissance linéaire $\frac{l}{\sqrt[3]{P}}$

Date	Crête	$\sqrt[3]{P}$	Rapport
1910. — 23 novembre	40	105,1	0,38
22 décembre	40	109,2	0,37
1911. — 13 février	42	124,0	0,34
11 avril	50	133,4	0,37
15 mai	55	138,9	0,39
20 juillet	55	140,9	0,39
20 octobre	65	158,9	0,40

La *constance du rapport* est particulièrement remarquable et s'oppose à l'augmentation brusque que nous avons observée au point A dans le cas coq normal : nous saisissons sur le vif la différence entre croissance banale et croissance conditionnée.

2° *Plumage et ergots. — Le chapon prend intégralement le plumage du coq.* Camail, lancettes et faucilles se développent avec les mêmes caractères et au même moment; nous n'avons constaté aucun retard dans leur évolution. Le plumage du cha-

pon est-il plus brillant que celui du mâle, comme l'a prétendu Sellheim ? Nous ne pouvons l'affirmer d'une façon systématique. Dans la 2e série, le témoin et les castrats sont à peu près identiques en ce qui concerne le pigment, sauf que la livrée des castrats est un peu plus fauve ; de même la queue des castrats (fig. 13) est plus allongée. Par contre, celle du castrat n° 6 de la première série (fig. 9) est moins fournie que chez les mâles nor-

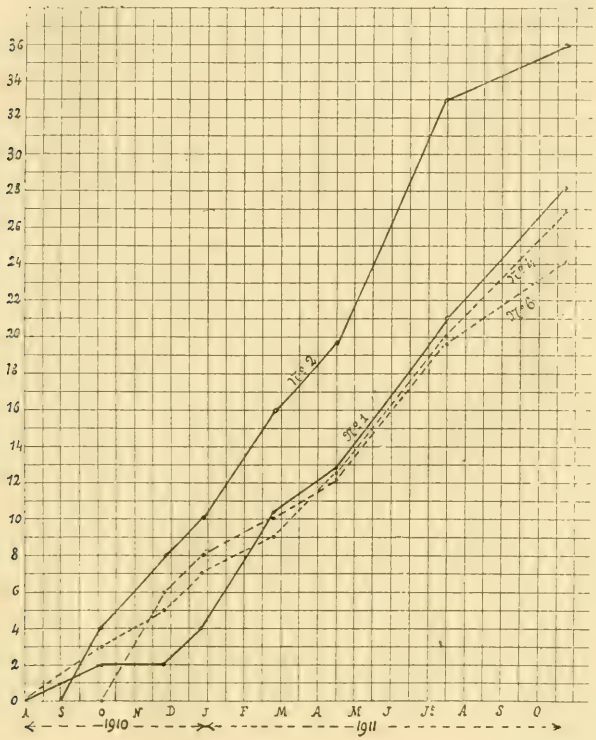


Fig. 19. — Accroissement linéaire des ergots chez deux coqs (nos 1 et 2) et chez deux castrats (nos 4 et 6) : les quatre courbes ont même allure.

maux et le plumage est plus terne. Nous admettrons donc que le plumage n'est pas influencé par l'ablation des glandes génitales. — *Enfin la mue se produit chez le chapon comme chez le mâle normal*, et nous n'avons observé aucune différence appréciable à ce sujet.

Il en est de même pour les ergots. Nous avons augmenté, dans

le graphique ci-joint (fig. 19), l'échelle des hauteurs afin de mieux saisir la loi de croissance de ces organes : chez les deux mâles normaux (trait continu) et chez les deux castrats (trait pointillé), on peut dire que les ergots croissent avec la même vitesse moyenne : les différences sont de simples variations individuelles

3° *Instinct sexuel.* — L'instinct sexuel et le chant, sont par contre, profondément modifiés, ou mieux, ils n'apparaissent pas chez le chapon. Celui-ci est un animal *doux*, *tranquille*, *lent*. Il n'a ni la fière attitude du coq, ni sa démarche sautillante. Son maintien est un peu plus horizontal, et son pas plus régulier. *Il ne cherche pas à se rapprocher des femelles* et n'exécute même jamais le réflexe préliminaire qui consiste, pour le coq, à se présenter face à la femelle en abaissant la tête et en étalant latéralement une aile. Nous n'avons pas eu l'occasion d'observer si le chapon est doué d'instincts maternels et devient apte à conduire des bandes de poussins. Par contre, nous avons toujours remarqué que *les mâles batailleurs ne livrent jamais combat aux chapons*. Mieux encore, lorsqu'on introduit un chapon dans un parquet où il y a des mâles, ceux-ci le traitent comme une femelle, s'en approchent, exécutent la parade préliminaire, mais n'achèvent pas la copulation. Le chapon s'écarte lentement, indifférent, sans chercher à réagir ou à se défendre. *C'est un neutre*.

4° *Chant.* — De même, le chant du chapon n'est pas le coquerico sonore et claironnant du coq ; c'est un *gloussement monosyllabique*, semblable à celui de la poule ; jamais il ne nous a été donné, durant nos expériences qui se sont poursuivies pendant plusieurs années, d'entendre le chant enroué, semblable à celui du coquelet en métamorphose, signalé par les auteurs allemands.

CHAPITRE V

LA CASTRATION CHEZ D'AUTRES ESPÈCES

1° La castration chez le faisan argenté (« *Euplocomus nycthemerus* »); *2° La castration chez le faisan doré* (« *Thaumalea picta* »); *3° Trois cas de gynandromorphisme chez le faisan ordinaire* (« *Phasianus colchicus* »). — *Conclusions.*

Nous avons fait porter nos expériences de castration sur trois espèces chez lesquelles le dimorphisme sexuel est plus frappant encore que chez le coq ordinaire. Il s'agit du faisan ordinaire (*Phasianus colchicus*), du faisan argenté (*Euplocomus nycthemerus*) et du faisan doré (*Thaumalea picta*). En ce qui concerne le faisan ordinaire, il nous a été impossible d'obtenir une longue survie des animaux opérés, en raison de difficultés d'élevage. Par contre, les deux autres espèces, plus rustiques ont supporté facilement l'opération et nous ont fourni des résultats intéressants. Enfin, nous avons eu l'occasion d'observer trois faisans ordinaires, dont le plumage présentait un mélange de caractères mâles et femelles : l'autopsie ne pouvait manquer de fournir des données utiles en ce qui concerne les rapports entre la glande génitale et le plumage.

I. Recherches sur le faisan argenté. — 1° *Description.* — Le faisan argenté est une espèce originaire d'Asie, qu'il a été facile d'acclimater en France en raison de sa rusticité. On l'élève actuellement dans des volières où les jeunes n'ont même pas besoin d'une nourriture spéciale, à l'inverse de la plupart des autres faisans. Le faisan argenté fait bon ménage avec les poulets ordinaires ; il se reproduit facilement en captivité.

Le coq adulte est un magnifique oiseau ; son plumage présente une dominante blanche qui lui a valu son nom. La tête fine, armée en avant d'un fort bec jaune verdâtre, est coiffée par dessus d'une huppe noire qui se recourbe en arrière sur la nuque. Le pourtour des yeux est orné, comme chez le coq, de joues d'un

rouge écarlate, légèrement veloutées, qui se prolongent en haut par une petite crête trapézoïdale et en bas par un barbillon à large insertion.

La poitrine, la région abdominale et les cuisses sont recouvertes par des tectrices d'un noir bleu très joli ; quant à la région dorsale, aux ailes et à la queue, elles présentent des plumes argentées marquées de lignes noires en forme d'ogive ; les pattes, rouges, sont armées d'ergots jaunâtres.

La femelle est bien différente. Le plumage de la région dorsale est d'un gris jaunâtre, tandis que les flancs et le ventre sont moirés de noir. Les plumes de la queue sont plus courtes que chez le coq et présentent des bandes noires plus serrées. La tête a des joues latérales, mais moins développées que chez le coq.

Le plumage brillant ne pousse pas chez le mâle dès la sortie de l'œuf. Durant la première année, les jeunes faisans argentés mâles ressemblent à la femelle. C'est à la mue printanière de leur deuxième année que la métamorphose se produit : on voit les faisandeaux évoluer assez rapidement et prendre leur parure définitive.

2° *Expériences.* — Nos expériences ont porté sur quatre animaux, nés en mai 1911 au parc d'Armainvilliers : trois d'entre eux sont castrés en février 1912 à un moment où la mue de printemps n'est pas encore commencée, et où il est presque impossible de les distinguer des femelles ; le 4e est conservé comme témoin.

Au moment de la castration le signalement des quatre sujets est le suivant :	Tête : huppe bleuâtre. Jabot : noir bleu. Dos : gris fauve. Ventre : gris fauve. Ailes : fauves, sans plumes blanches. Queue courte et grisâtre Ergots : 1 cm.

Le testicule est très petit et allongé : 4 mm. × 1 mm. 1/2 : il est recouvert par une albuginée très foncée.

Les quatre animaux sont observés régulièrement : nous constatons qu'à partir d'avril-mai, la mue se produit à la fois chez le mâle et chez les castrats, sans qu'on puisse discerner une différence, soit dans la marche, soit dans l'intensité du phénomène. En juillet, la mue est terminée et tous ont l'aspect de mâles entiers. Seules, les joues permettent de reconnaître les castrats ;

elles sont plus petites : *la crête et les barbillons ne se sont pas développés et font à peine saillie* (fig. 20). Du côté de l'instinct, par contre, la modification est profonde : *ni penchant sexuel, ni cri guttural chez le castrat.*

Les quatre animaux sont autopsiés en novembre 1912 : nous ne constatons pas de reste de testicule chez les trois opérés.

3° *Conclusions. — La castration a donc produit les mêmes effets que chez le coq : abolition de l'instinct sexuel et du cri ;*

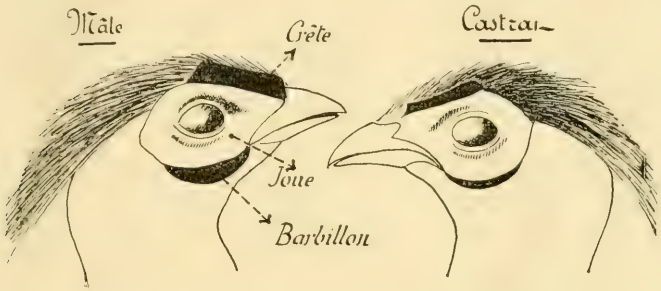


Fig. 20. — Faisans argentés adultes : à gauche, mâle ; à droite, castrat : diminution de la crête et des barbillons chez le castrat.

diminution des saillies charnues de la face ; par contre elle n'a modifié en rien le plumage et les ergots.

II. Expériences sur le faisan doré. — 1° *Description.* — Originaire d'Asie, comme son congénère, il fait également l'objet d'un élevage assidu, dans les volières de luxe, dont il est peut-être l'hôte le plus brillant. En Chine, où il vit à l'état de liberté, dans les bois situés à une altitude moyenne, il est très répandu et connu sous le nom de Kin-ky (poule d'or).

Aucun oiseau ne possède, dans son plumage, une gamme de couleurs plus riche et plus variée que le mâle du faisan doré. Sur la tête s'étale un panache d'un jaune clair qui se recourbe en arrière ; il s'applique sur une riche collerette de plumes d'un jaune orangé et varié de lignes noires dessinées sur le bord. Au dessous, la nuque est d'un vert métallique éclatant, tandis que la gorge et l'abdomen reflètent le rouge écarlate le plus vif. Le dos est recouvert de fines plumes jaunes ; les rémiges des ailes sont brunes ; elles sont recouvertes à la base de plumes

bleues ; quant aux grandes plumes de la queue, elles sont brunes et tachées de noir : il s'insère, entre elles, de fines lancettes d'un rouge vif ; les pattes, jaunâtres sont armées d'ergots.

La poule est plus humble. Son plumage à peu près uniforme est d'un gris jaunâtre, varié de lignes noir brun, foncé sur le dos, plus clair aux flancs et à l'abdomen.

Le jeune faisan doré n'acquiert pas tout de suite sa splendide livrée ; jusqu'à l'âge de trois mois il a une couleur gris brunâtre assez terne ; puis, une première mue détermine chez lui l'apparition de plumes rougeâtres dans la région de la huppe et du dos. C'est seulement un an après que la métamorphose véritable a lieu et que les couleurs définitives apparaissent, la mue dure quelques semaines : elle recommence tous les ans.

2° *Expériences.* — 4 faisans dorés mâles, nés en mai 1911, provenant du parc d'Armainvilliers, sont mis en observation à la Station Physiologique du Collège de France ; deux sont castrés en février 1912, avant la mue définitive, les deux autres sont conservés comme témoins. Les testicules enlevés sont de la grosseur d'un plomb de chasse et recouverts d'une albuginée noire.

Dans la suite, nous n'observons pas de modification sensible chez le castrat relativement à l'évolution du plumage ; la mue s'effectue de mai à juillet, comme chez les témoins, intéressant alternativement les différentes parties du plumage ; finalement, les quatre animaux ont un aspect identique.

Par contre, *les transformations sont profondes, du côté de l'instinct sexuel.* Le faisan doré mâle est, comme le coq, méchant vis-à-vis de ses rivaux, à qui il cherche constamment querelle. D'autre part, au moment des amours, on le voit courir en sautillant le long du grillage de la volière, étalant la collerette orangée qui recouvre sa nuque. Que l'on introduise près de lui une femelle ou même un castrat, il se précipite sur l'arrivant avec la rapidité d'une flèche, hérisse davantage sa collerette et exécute l'acte de copulation, tout en pinçant fortement avec son bec la nuque du partenaire. Nous n'avons observé rien de pareil chez le castrat : c'est un animal doux, tranquille, qui ne cherche à produire aucun effet de collerette et que les femelles laissent indifférent.

Les quatre animaux sont sacrifiés en novembre 1912. A l'autopsie, les castrats ne présentent aucun reste testiculaire. Les

témoins possèdent alors des testicules petits : ils sont d'ailleurs en période de repos sexuel. L'adiposité est presque nulle.

3° *Remarque.* — Pour être complet, nous devons signaler qu'au moment de la castration, le gésier et le péritoine étaient imprégnés d'une graisse écarlate ; en outre, le foie présentait la même coloration. Ce fait est à rapprocher de celui que signale Loisel au sujet de *Foudi madagascariensis*, dont la graisse est colorée durant la période qui précède immédiatement les amours. D'après Loisel, le pigment de cette graisse représenterait la forme concrète de l'harmozone testiculaire, et il faudrait le considérer comme une étape préparatoire de la pigmentation de la plume. A vrai dire, cette manière de voir ne nous paraît pas soutenable, d'abord, parce que l'harmozone testiculaire n'est pas la cause de l'aspect spécial du plumage, ensuite parce qu'il paraît difficile de comprendre comment un pigment unique, alimentant le bourgeon de la plume, va déclencher des gammes de teintes aussi variées. Du reste, les phénomènes de coloration de la plume ne sont pas produits exclusivement par des couleurs réelles, mais en outre par des phénomènes de lames minces ; la question reste en suspens.

3° *Conclusions.* — Des expériences relatives au faisan argenté et au faisan doré, il résulte que le testicule n'exerce aucune action sur le développement du plumage et des ergots. Par contre, il conditionne le développement des organes érectiles (faisan argenté) et l'instinct sexuel dans ses manifestations normales ou déviées. Les conclusions que nous ont fournies nos expériences sur les coqs domestiques s'en trouvent particulièrement renforcées.

III. Observations relatives à trois coquards. — 1° *Description.* — Le 24 janvier 1914, nous recevons du parc d'Armainvilliers [1] quatre faisans ordinaires (*Phasianus colchicus*) dont le plumage présente un curieux mélange de caractères des deux sexes ; trois d'entre eux ont été abattus au cours d'une chasse ; le quatrième a pu être capturé vivant ; ce dernier est une femelle en voie de virilisation sénile ; nous nous en occuperons lorsqu'il sera question du virilisme expérimental.

[1] M. Barbier, régisseur du parc d'Armainvilliers, a bien voulu se charger de nous adresser ces quatres animaux ainsi que les autres séries de faisans : nous lui renouvelons nos bien vifs remerciements.

Pour juger du mélange des caractères du plumage chez les trois premiers, rappelons tout d'abord les caractéristiques du faisan mâle ; en regard, nous indiquerons les particularités correspondantes des sujets en question [1].

	Mâle normal	N° 1	N° 2	N° 3
Tête	Joues rouges autour des yeux Plumes émeraude Gorge cuivrée	Joues rouges Plumes grises mélangées de plumes émeraude Gorge blanchâtre	Pas de joues Plumes émeraude Gorge cuivrée	Pas de joues Quelques plumes émeraude et plumes grises Gorge cuivrée
Cou	Collier blanc au dessous duquel se trouvent des plumes maillées à tons cuivrés	Collier émeraude Plumes maillées à tons cuivrés	Collier blanc Plumes maillées à tons cuivrés	Pas de collier Plumes maillées à tons cuivrés
Région dorsale	Plumes maillées à riches tons bruns	En avant, plumes maillées, à reflets verts. En arrière, plumes cuivrées	Plumes maillées et brunes	Plumes maillées et brunes
Région ventrale	Plumes cuivrées rehaussées de lignes sombres violacées	Plumes blanchâtres ou fauves, quelques plumes cuivrées	Plumes d'un brun foncé	Deux bandes noires latérales et bande blanchâtre médiane
Queue	Longue	Longue	Longue	Moyenne
Ergots	Développés	10 m/m	Absents	Absents
Adiposité		Faible	Moyenne	Exagérée
Organes génitaux	Testicules	Testicules développés de $12^{mm} \times 4^{mm}$	Glandes génitales absentes	Glandes génitales absentes
Dominante		Femelle	Mâle	Femelle

[1] Les nos 1 et 2 sont représentés planche I : n° 1 en haut, n° 2 au milieu.

2° *Structure du testicule du n° 1.* — Extérieurement, les testicules du n° 1 ont un aspect normal ; la grosseur est moyenne.

L'examen microscopique révèle une *structure embryonnaire* (fig. 21). L'albuginée est formée de lames conjonctives superposées réparties en deux couches ; dans la région externe, les fibres sont espacées, elles sont plus serrées dans la région interne. Dans les espaces libres on trouve des noyaux allongés et aplatis ainsi que des *masses pigmentaires*, formées de *granulations brunes* : ces masses pigmentaires sont disposées en traînées allongées.

Le canal séminifère renferme une couche de cytoplasme indivis, plus compact vers la paroi que vers la lumière du

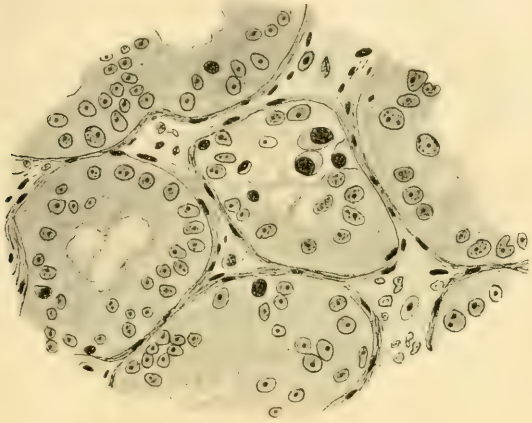


Fig. 21. — Testicule du faisan n° 1. Canaux séminifères réduits à un épithélium sertolien. Tissu interstitiel peu développé.

tube; on y voit plusieurs rangées de noyaux. Chaque noyau est entouré par une membrane nette, plus ou moins ovalaire ou triangulaire ; il comprend un nucléoplasme incolore, quelques fines granulations chromatiques et, en outre, un ou plusieurs nucléoles. L'ensemble constitue un *épithélium sertolien.*

Les canaux sont limités par quelques lames conjonctives, avec noyaux aplatis. Aux carrefours intertubulaires, on distingue des cellules interstitielles à noyau très colorable et à protoplasme vacuolisé. Les cellules interstitielles et l'épithélium sertolien sont dépourvus de pigment.

3° *Discussion et conclusions.* — Les trois coquards en question nous offrent trois cas nouveaux de gynandromorphisme. Il ne s'agit pas ici d'une répartition, en deux moitiés symétriques, des caractères sexuels secondaires, mais d'une mosaïque touffue des particularités externes relatives aux deux sexes.

De telles anomalies ont été considérées par certains auteurs comme incompatibles avec la théorie des hormones : si les caractères sexuels secondaires sont conditionnés par une substance circulant avec le sang, on ne conçoit pas que des parties diverses d'un organisme puissent évoluer sexuellement dans le sens opposé.

A vrai dire, pour qu'il y eût incompatibilité, il faudrait que deux conditions fussent simultanément réalisées : présence, chez un sujet, et des caractères de l'un des sexes et de la glande génitale *fonctionnelle* du sexe opposé. Tel n'est pas le cas pour les trois coquards en question, puisque deux d'entre eux n'ont pas de glandes génitales et que l'autre a des testicules non fonctionnels.

Nous avons probablement affaire, dans ces trois cas, à de véritables *mulets*, c'est-à-dire à des hybrides d'espèces (ou simplement de races éloignées), comme on en obtient facilement par croisement systématique des faisans. Ainsi s'expliqueraient, l'arrêt de développement ou la suppression des glandes génitales, ainsi que le mélange des caractères externes.

CHAPITRE VI

LA CASTRATION POSTPUBÉRALE

Historique. — Recherches personnelles. — Discussion des résultats. — Conclusions. — Loi numérique de régression des organes érectiles. — Signification biologique de la formule

$$L = l + \frac{1}{2} c (\theta - t)^2.$$

Conclusions. — Equilibres physiologiques.

I. Intérêt de la question. — La question que nous avons résolue au sujet du conditionnement de certains caractères

sexuels secondaires en appelle logiquement une autre : les caractères ainsi conditionnés sont-ils définitivement acquis ou bien doivent-ils être l'objet d'un stimulus incessant ? Il se pourrait que l'harmozone testiculaire eût déterminé, au moment de la puberté, une masculinisation définitive ; son rôle se bornerait alors à fournir une impulsion primordiale, qui donnerait à l'organisme le sceau définitif du sexe mâle.

A vrai dire, de nombreux faits relatifs aux animaux à activité sexuelle périodique viennent infirmer *a priori* cette manière de voir : cette activité périodique est visiblement liée à une évolution périodique des glandes sexuelles.

Ainsi, chez le moineau domestique (*Passer domesticus*), l'activité sexuelle n'existe que pendant la belle saison. On observe que la grosseur du testicule est, en hiver, celle d'une tête d'épingle : les instincts sexuels sont alors nuls ; au printemps, la glande augmente et atteint la grosseur d'un pois ; c'est alors que commence l'époque des amours.

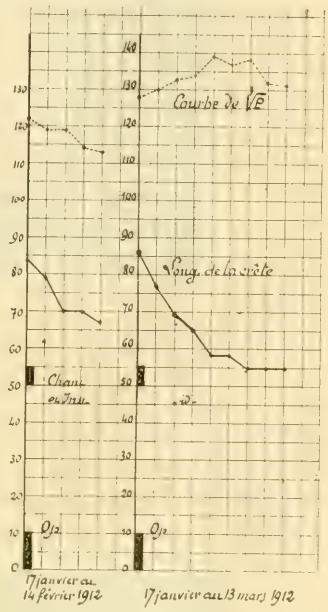


Fig. 22. — Castration postpubérale, : graphiques relatifs aux castrats nos 11 et 12 : remarquable diminution de la crête.

Loisel signale une évolution semblable chez *Foudi madagascariensis* : les variations du testicule et celles de l'instinct sexuel sont corrélatives.

Nous avons observé des faits analogues chez le faisan argenté (*Euplocomus nycthemerus*) et le faisan doré (*Thaumalea picta*). En hiver, les instincts sexuels sont abolis dans ces deux espèces : le testicule est alors beaucoup plus petit qu'en été, où la vie sexuelle bat son plein : chez *Th. picta*, le rapport linéaire des glandes est de 1 à 4, ce qui correspond à un rapport pondéral de 1 à 64.

En définitive, il y a parallélisme entre l'activité sexuelle et le développement pondéral du testicule chez les animaux à instincts

génitaux périodiques. Cette corrélation fait prévoir que l'activité sexuelle et les caractères sexuels secondaires qui l'accom-

Fig. 23. — Photographie du nº 12 (prise la veille de l'opération). Crête développée.

pagnent sont sous la dépendance *immédiate* de l'harmozone testiculaire.

On pourrait objecter, il est vrai, qu'il existe, entre l'évolution

Fig. 24. — Photographie du nº 12 (prise sept semaines après l'opération) : Atrophie remarquable de la crête ; le plumage est resté celui d'un mâle.

des glandes génitales et l'évolution des caractères sexuels, un simple parallélisme et non un rapport de cause à effet : pour trancher définitivement la question, il est nécessaire de pratiquer la *castration*, non plus chez des jeunes, mais *chez des mâles en maturité sexuelle* : si les caractères conditionnés par le testicule ont besoin d'un stimulus incessant, ils ne peuvent manquer de régresser ou même de disparaître en l'absence de cette glande.

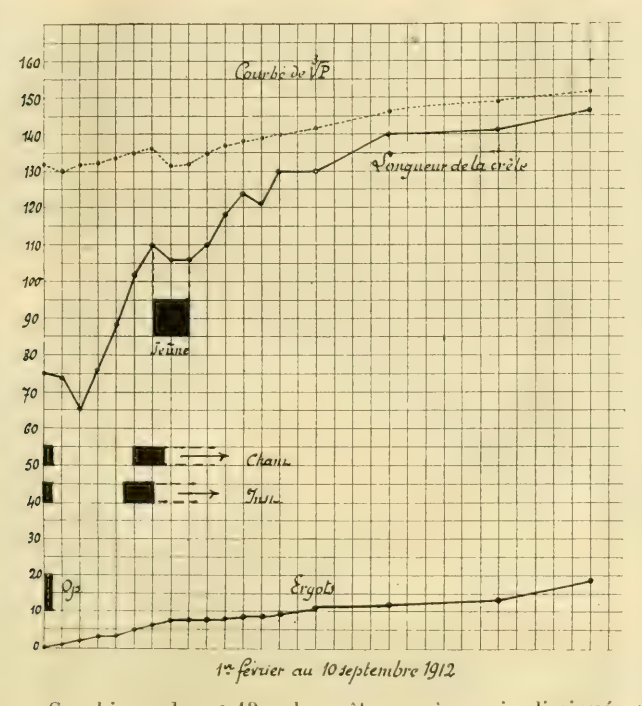


Fig. 25. — Graphique du nº 13 : la crête, après avoir diminué, reprend son développement, et atteint une longueur exagérée.

A cela ne se borne pas l'intérêt des expériences de castration postpubérale. En observant fréquemment les animaux opérés, il est possible de discerner l'allure même de la régression qui ne peut manquer de se traduire par une courbe régulière. De l'analyse même de la courbe, on pourra déduire l'action quantitative de l'harmozone testiculaire. La question offre donc un double point de vue, *dynamique* et *cinématique* ; nous allons l'envisager dans cet ordre, après quelques mots d'historique.

II. Historique. — A l'encontre de la castration prépubérale, la castration postpubérale a été peu pratiquée dans une intention systématique. En revanche, les médecins et les vétérinaires y ont souvent recours pour enlever des testicules malades ; enfin elle peut se produire d'une façon accidentelle.

1° *Homme.* — Chez l'homme castré longtemps après la

Fig. 26. — Photographie du n° 13 (prise en octobre 1912). Crête et plumage très développés.

puberté, l'aspect physique extérieur change peu : les formes restent masculines, mais il y a tendance légère à évoluer vers le féminisme ; l'épiderme devient plus pâle et les poils se raréfient à la poitrine, au pubis et aux aisselles ; la barbe diminue ou tombe ; la voix change un peu et devient plus rauque, sans ressembler toutefois à celle d'un eunuque ; parfois les mamelles se développent. Lereboullet, cependant, a décrit un cas de

féminisation externe complète chez un jeune homme âgé de 27 ans, ayant subi une atrophie du testicule à la suite de syphilis : féminisation caractérisée par chute de la barbe, voix de femme, formes arrondies, seins volumineux ; de plus abolition totale des instincts sexuels mâles.

L'action de la castration sur la prostate semble plus générale : différents auteurs ont établi que cet organe subit une atrophie consécutive à l'ablation des glandes génitales.

Enfin, si les castrats perdent souvent leurs instincts sexuels ce n'est pas une règle absolue : plusieurs auteurs, A. Richet, Goldwin ont publié des observations relatives à des individus qui, après avoir subi la castration complète, ont conservé néanmoins des appétits sexuels. A vrai dire, il y a lieu de tenir compte, chez l'homme, de l'influence exercée dans les phénomènes sexuels, par le système nerveux central : selon E. Gley, il s'établit entre le cerveau et la glande sexuelle, une harmonie assurant le développement normal de la fonction.

2° *Animaux.* — Chez les animaux, les observations sont moins nombreuses. Les expériences de Röhig sur le cerf, signalées antérieurement, montrent que la castration peut influencer le développement ultérieur des bois.

Marshall, expérimentant sur le bélier, a établi que le stimulus assurant le développement des cornes provient du testicule, et, en outre, que ce stimulus est essentiel pour la continuation de la croissance : les cornes cessent de croître, à quelque moment que l'on enlève la glande génitale.

Chez les Oiseaux, Poll a entrepris, sur les Coqs, des expériences de castration postpubérale ; il constate une diminution de la crête et des barbillons. Nous les ignorions au moment où nous avons fait nos recherches ; non seulement, nous avons vérifié les conclusions de Poll, mais nous avons pu, en outre, élucider la marche même du phénomène consécutif à l'opération et en dégager les lois numériques.

III. Expériences personnelles. — Nos expériences ont porté sur trois séries de coqs : les uns ont été castrés à la puberté, au moment où vient de s'achever la métamorphose sexuelle, les autres l'ont été à un âge plus avancé. Dans un cas de castration incomplète, nous avons parachevé après coup l'opération et

fait l'ablation du reste testiculaire. Enfin, pour échapper à toute critique possible, nous avons, sur trois sujets, recherché si d'autres causes : traumatisme opératoire, jeûne, maladie infectieuse,

Fig. 27. — Nodule de régénération du nº 13.

ne seraient pas de nature à entraîner les mêmes conséquences que la castration postpubérale.

L'ablation a été faite par le procédé américain ; elle est plus difficile, en raison même du développement et de la vascularisation du testicule ; nous avons eu plusieurs échecs.

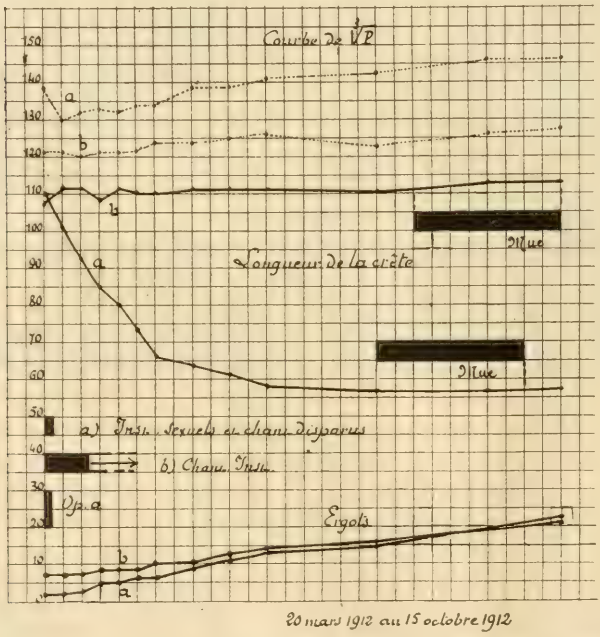


Fig 28. — Graphique du castrat nº 14 (noté *a*) et du coq témoin nº 15 (noté *b*) : la crête diminue rapidement chez le castrat ; elle reste constante chez le témoin ; le développement des ergots n'est pas modifié par la castration.

1re Série. — **Trois coqs de même âge, soumis tous trois à la castration.**

N° 11. — Coq de 6 mois environ, possédant les attributs extérieurs mâles. Crête et barbillons sanglants. Camail, lancettes et faucilles développés. Instincts sexuels. Chant.

Opéré le 18 janvier 1912. — Testicules développés : 15mm×8mm.

(Voir graph. fig. 22).

Date	Poids		Organes érectiles			Plumage			Ergots	Instincts	
	En gr.	$\frac{3}{\sqrt{p}}$	Crête	Barbillons	Aspect	Camail	Lancettes	Faucilles		Chant	Ardeur sexuelle
18 janvier .	1.830	122	84.41	47 30	sanglant	dév.	dév.	dév.	0	0	0
25 » .	1.723	119	79.32	38.36	farineux	»	»	»	0	0	0
31 » .	1.712	118,7	70.36	36.36	»	»	»	»	0	0	0
7 février. .	1.509	114,7	70.34	34.36	»	»	»	»	0	0	0
14 » . .	1.440	112,8	67.30	29.30	»	»	»	»	0	0	0

L'animal meurt le 18 février dans un état cachectique bien caractérisé accompagné de paralysie du train postérieur..

A l'autopsie, aucune trace de tissu testiculaire. — Cavité générale remplie d'un liquide louche et toxique. — Foie en mauvais état.

N° 12. — Coq de 6 mois environ, possédant les attributs du mâle au même degré que le précédent. (Voir phot. fig. 23).

Opéré le 18 janvier 1912. — Testicules développés et adultes : 25mm×12mm.

(Voir graph. fig. 22)

Date	Poids		Organes érectiles			Plumage			Ergots	Instincts	
	En gr.	$\frac{3}{\sqrt{p}}$	Crête	Barbillons	Aspect	Camail	Lancettes	Faucilles		Chant	Ardeur sexuelle
18 janvier .	2.090	126,9	86.45	42.58	sanglant	dév.	dév.	dév.	0	0	0
25 » .	2.199	130,0	78.46	40.45	»	»	»	»	0	0	0
31 » .	2.389	133,7	69.40	35.45	pâle	»	»	»	0	0	0
7 février. .	2.427	134,4	65.34	30.45	farineux	»	»	»	0	0	0
14 » .	2.680	139,0	59.28	33.39	»	»	»	»	0	0	0
21 » .	2 577	137,1	58 27	33.39	»	»	»	»	1	0	0
28 » .	2.603	137,6	55.26	28.31	»	»	»	»	1	0	0
6 mars . .	2.316	132,5	55.26	28.31	»	»	»	»	1	0	0
13 » . .	2.200	129,4	55.26	28.31	»	»	»	»	1	0	0

Photographié le 28 février (fig. 24).

L'animal est autopsié le 13 mars — Aucune trace de glande génitale.

N° 13. — Coq de 6 mois 1/2 environ, possédant les caractères mâles (parure, chant et instincts).

Opéré le 1er février 1912. — Testicules bien développés. — (L'ablation des testicules nous paraît complète).

(Voir graph. fig. 25)

Date	Poids		Organes érectiles			Plumage			Ergots	Instincts		
	En gr.	3 p.	Crête	Barbillons	Aspect	Camail	Lancettes	Faucilles		Chant	Ardeur sexuelle	Ardeur combative
1er février .	2.272	131,5	75.47	30 31	sanglant	Plum. de coq			0	Ch.	dév.	dév.
7 » .	2.218	130,4	74.36	29 31	farineux	»	»	»	1	0	0	0
14 » .	2 314	132.3	65 41	28.29	id.	»	»	»	2	0	0	0
21 » .	2.326	132,5	76.46	33.35	sanglant	»	»	»	3	0	0	0
28 » .	2 402	133,9	88.50	40.50	»	»	»	»	3	0	0	0
6 mars . .	2.480	135,3	102.58	50.55	»	»	»	»	5	0	dév.	dév.
13 » . .	2.535	136,3	110.65	50 62	»	»	»	»	6	Ch.	»	»
20 » . .	2.290	131,8	106.69	50.53	»	»	»	»	7	»	»	»
27 » . .	2.317	132,3	106.70	50 53	»	»	»	»	7	»	»	»
3 avril. .	2.433	134,5	106.66	45.55	»	»	»	»	7	»	»	»
10 » . .	2.568	136,9	117.69	57.64	»	»	»	»	7	»	»	»
17 » . .	2.626	138,0	124.71	60.70	»	»	»	»	8	»	»	»
24 » . .	2.698	139,2	122 74	60.80	»	»	»	»	8	»	»	»
30 » . .	2.701	139,3	130.79	60.75	»	»	»	»	9	»	»	»
15 mai . . .	2.832	141,5	130.79	60.75	»	»	»	»	11	»	»	»
29 » . . .	2.984	144,0	»	»	»	»	»	»		»	»	»
15 juin . . .	3.101	145,8	140.85	67.84	»	»	»	»	12	»	»	»
1er août . .	3.284	148,6	141.86	69.86	»	Mue			13	»	»	»
15 septemb.	3.433	150,9	147.87	71.100	»	»	»	»		»	»	»
15 octobre .	3.274	148,5	145.98	75.92	»	Mue achevée			19	»	»	»

L'animal (fig. 26) est sacrifié le 15 octobre 1912. — A l'autopsie, nous constatons la présence d'un nodule testiculaire de régénération (fig. 27) : ce nodule est situé à gauche, son poids est d'environ 2 gr. ; aucune trace de nodule à droite ; le nodule est constitué par une enveloppe conjonctive épaisse à l'intérieur de laquelle sont renfermés des tubes séminifères plus ou moins normaux. Quelques-uns présentent toutes les cellules de la lignée séminale avec spermatozoïdes dans la lumière du tube ; toutefois l'épithélium séminal est plus épais que dans les conditions habituelles — Plusieurs tubes sont complètement remplis par des cellules de l'épithélium séminal, au milieu duquel on distingue nettement des spermatozoïdes en régression. — Pas de cellules interstitielles entre les canaux séminifères, qui sont accolés les uns aux autres.

2e Série. — **Deux coqs adultes, l'un d'eux est castré.**

No 14. — Coq de race Dorking, âgé d'un an environ. — Caractères sexuels en plein épanouissement : crête et barbillons sanglants ; plumage de mâle ; ergots sortis. Instincts sexuels développés.

L'animal est castré le 20 mars 1912. — Les testicules sont très développés, le poids des deux organes ensemble est de 42 gr. : l'opération provoque une hémorragie abondante, dont les suites ne durent pas.

(Voir graph. fig. 28 ; voir aussi photographies fig. 29 et 30)

Date	Poids		Organes érectiles			Plumage			Ergots	Instincts	
	En gr.	$\sqrt[3]{P}$	Crête	Barbillons	Aspect	Camail	Lancettes	Faucilles		Chant	Ardeur sexuelle
20 mars . .	2.571	137	110.68	50.69	sanglant	dév.	dév.	dév.	2	Ch.	dév.
23 » . .	2.298	131	103.66	—	violacé	»	»	»	2	0	0
27 » . .	2.185	129	101.67	48.58	farineux	»	»	»	2	»	»
30 » . .	2.281	131,5	100.66	—	»	»	»	»	2	»	»
3 avril. . .	2.322	132	94.62	41.45	»	»	»	»	3	»	»
6 » . .	2.377	135,5	90.58	—	»	»	»	»	4	»	»
10 » . .	2.357	133	85.54	34.42	»	»	»	»	5	»	»
14 » . .	2.329	133	82.52	—	»	»	»	»	5	»	»
17 » . .	2.329	132	80.50	32.40	»	»	»	»	5	»	»
24 » . .	2.380	133,5	74.45	25 39	»	»	»	»	6	»	»
30 » . .	2.411	134	66.35	28.36	»	»	»	»	6	»	»
15 mai . . .	2.612	138	64.28	28.33	»	»	»	»	9	»	»
29 » . . .	2.675	139	60.27	28.30	»	»	»	»	11	»	»
15 juin . . .	2.811	141	58.22	31.30	»	»	»	»	13	»	»
1er août . .	2.923	143	57.22	27.26	»	Mue complète			16	»	»
15 septemb..	3.112	146	57.22	27.26	»	id.				»	»
15 octobre .	3.102	146	57.22	27.26	»	Fin de mue			23	»	»

L'animal est sacrifié le 15 octobre 1912.
A l'autopsie, nous constatons l'absence complète de testicule.
Foie : 35 gr. Adiposité exagérée : les viscères sont conservés comme pièces de démonstration.

N° 15. — Coq conservé comme témoin. — Même âge que le précédent et même état sexuel. — Cet animal est soumis, le 13 mars, à un traumatisme opératoire analogue à une castration, mais sans ablation des testicules qui sont simplement lésés à l'aide de la pince. La guérison de l'animal est assez rapide.

(Voir graph. fig. 28)

Date	Poids		Organes érectiles			Plumage			Ergots	Instincts	
	Engr.	$\sqrt[3]{P}$	Crête	Barbillons	Aspect	Camail	Lancettes	Faucilles		Chant	Ardeur sexuelle
13 mars . .	1.865	123,3	110.65	54.61	sanglant	Développés			6	ch.	dév.
20 » . .	1.709	121,7	108.62	52.53	violacé	»	»	»	7	0	0
27 » . .	1.765	121,0	110.63	55.62	sanglant	»	»	»	7	»	»
3 avril. . .	1.744	120,3	111.59	47.51	»	»	»	»	7	»	»
10 » . .	1.774	121,2	109.63	50.59	»	»	»	»	8	»	»
17 » . .	1.787	121,5	111.70	57.60	»	»	»	»	8	»	»
24 » . .	1.830	122,1	110.68	50.61	»	»	»	»	8	»	»
30 » . .	1.850	123,0	110.70	57.66	»	»	»	»	9	ch.	dév.
15 mai . . .	1.932	124,3	112.66	57.66	»	»	»	»	10	»	»
29 » . . .	2 005	125,0	112.62	57.66	»	»	»	»	12	»	»
15 juin . . .	2.066	126.0	112.62	49.70	»	»	»	»	13	»	»
1er août . .	1.905	123,8	111.63	49.70	»	En mue			17	»	»
15 septemb..	2.263	131,2	114.63	50.71	»	»	»	»	—	»	»
15 octobre .	2.337	132,6	113.64	55.70	»	Fin de mue			21	»	»

A l'autopsie, testicules en place ; leur poids total est de 20 gr.
Foie : 38 gr. Adiposité nulle.

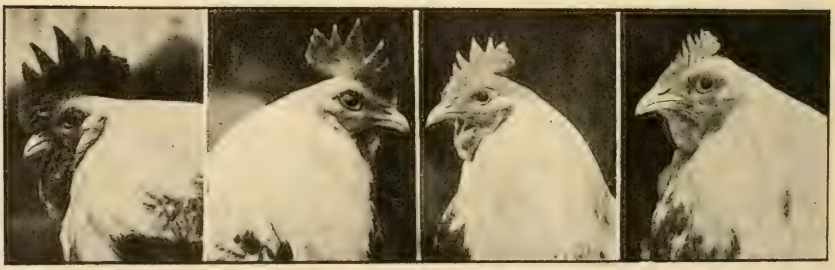


Fig. 29. — Aspects successifs de la tête du coq n° 14.

a) Au moment de l'opération.
b) 15 avril 1912.
c) 25 avril 1912.
d) 8 août 1912.

Diminution et changement de coloration.

3e Série. — **Trois coqs de race Faverolles.**

Nés le 1er juillet 1913, élevés à la Station Physiologique. Subissent leur évolution sexuelle en octobre et novembre. L'un est castré incomplètement le 13 octobre 1913 et ne subit ultérieurement aucune nouvelle opération ; le deuxième est castré incomplètement le même jour et l'opération est complétée le 26 février 1914 ; le troisième est castré complètement le 9 décembre 1913.

N° 16. — Coq Faverolles né le 1er juillet 1913.
Castré incomplètement le 13 octobre.
Conservé comme témoin à évolution mâle simplement retardée.

(Voir graph. fig. 31)

Date	Poids		Organes érectiles			Plumage			Ergots	Instincts	
	En gr.	3 — V P	Crête	Barbillons	Aspect	Camail	Lancettes	Faucilles		Chant	Ardeur sexuelle
13 octobre .	1.160	105,2	50.24	non mesurés	rouge	0	0	0	0	0	0
23 octobre .	1.230	107,3	45.18		farineux	»	»	»	0	0	0
6 novemb..	1.510	114,6	40.22		»	—	»	»	1	0	0
28 novemb..	1.983	125,6	50.24		»	»	»	—	2	0	0
11 décembre	2.195	128,9	55.28		»	»	—	»	2	0	0
25 décembre	2.346	132,9	62.33		»	»	»	»	3	0	0
15 janvier .	2.705	139,3	68.37		»	»	»	»	5	0	0
29 janvier .	2.870	142,0	73.42		»	»	»	»	8	0	0
12 février. .	2.998	144,3	75.42		»	»	»	»	10	0	0
12 mars . .	2.818	141,2	85.40		»	»	»	»	10	0	0
8 avril. . .	2.796	140,8	86.40		»	»	»	»	11	0	0
7 mai . . .	2.859	141,8	90.46		»	»	»	»	14	0	0
4 juin . . .	2.740	139,9	102.50		»	»	»	»	17	0	0
2 juillet . .	2.704	139,3	104.60		»	»	»	»	17	0	0

L'animal a été conservé pendant les trois années suivantes à la Station Physiologique. — Le 28 juillet 1917, ses caractéristiques sont les suivantes :

Poids.	Crête.	Ergots.	Instincts sexuels et chant.
3.800 gr.	114.54. Sanglante.	44.	Complets

N° 17. — Coq Faverolles. Né le 1er juillet 1913, Castré tout d'abord le 13 octobre, il subit néanmoins sa métamorphose sexuelle en novembre. Ce fait laisse supposer la présence de restes testiculaires fonctionnels. — Afin de nous en assurer, nous procédons à une vérification : nous constatons la présence de deux nodules de la grosseur d'une noisette. Ces nodules sont extirpés le 26 février 1914.

(Voir graph. fig. 32)

Date	Poids		Organes érectiles		Plumage			Ergots	Instincts		
	Entier.	%	Crête	Aspect	Camail	Lancettes	Faucilles		Chant	Ardeur sexuelle	Ardeur combative
13 octobre .	1.022	100,7	35.14	sanglant	0	0	0	0	0	0	0
23 octobre .	1.185	105,9	30.13	farineux	»	»	»	0	»	»	»
6 novemb.	1.449	113,1	35.19	»	—	»	»	1	»	»	»
28 novemb.	1.935	124,7	45.20	rougit	»	»	—	2	»	»	»
11 décembre	1.945	124,8	47.25	»	»	—	»	4	»	»	»
25 décembre	2.175	129.6	56.35	sanglant	»	»	»	5	»	»	»
15 janvier .	2.461	135,1	72.40	»	»	»	»	7	»	»	»
29 janvier .	2.607	137,6	80.48	»	»	»	»	8	»	»	»
12 février. .	2.638	138.2	80.54	»	»	»	»	9	»	»	»
26 février. .	2.568	137,1	88.52	»	»	»	»	10	»	»	»
12 mars . .	2.438	134,6	69.40	farineux	»	»	»	11	»	»	»
9 avril . .	2.503	135,8	58 28	»	»	»	»	12	»	»	»
7 mai . . .	2.541	136,6	57.25	»	»	»	»	13	»	»	»
4 juin . . .	2.557	136,8	55.27	»	»	»	»	16	»	»	»
2 juillet . .	2.562	136,9	54.25	»	»	»	»		»	»	»

L'animal a été conservé, pendant les trois années suivantes, à la Station Physiologique. Le 28 juillet 1917, ses caractéristiques sont les suivantes :

Poids.	Crête.	Ergots.	Instincts sexuels et chant.
3.510 gr.	65.28, farineuse	55 mm	Nuls.

N° 18. — Coq Faverolles. Né le 1er juillet 1913. Evolution sexuelle en octobre et novembre 1913.

Castré le 9 décembre 1913. — Testicules développés : poids total : 12 gr.

(Voir graph. fig. 33)

Date	Poids		Organes érectiles		Plumage			Ergots	Instincts		
	En gr.	$\sqrt[3]{p}$	Crête	Aspect	Camail	Lancettes	Faucilles		Chant	Ardeur sexuelle	Ardeur combative
13 octobre .	1 140	104,5	35.14	rouge	0	0	0	0	0	0	0
23 octobre .	1.229	107,2	50.25	rouge	0	0	0	0	0	0	0
6 novemb..	1.540	112,9	58.30	sanglant	—	0	0	2	0	0	0
28 novemb..	2.013	126,3	67.35	»	»	—	—	2	ch.	dév.	dév
9 décembre	—	—	70.35	»	»	—	—	2	»	»	»
11 décembre	1.957	125,0	60 35	pâlit	»	»	»	2	Inst. et ch. abolis		
25 décembre	2.197	130,0	50.30	farineux	»	»	»	2	»	»	»
15 janvier .	2.415	134,2	45.30	»	»	»	»	3	»	»	»
29 janvier .	2.575	137,1	45.25	»	»	»	»	4	»	»	»
12 février. .	2.598	137,5	47.23	»	»	»	»	5	»	»	»
12 mars . .	2.621	137,9	55.26	»	»	»	»	6	»	»	»
9 avril. . .	2.556	136,8	55.26	»	»	»	»	10	»	»	»
7 mai . . .	2.635	138.1	55.25	»	»	»	»	12	»	»	»
4 juin. . .	2.550	136,7	58.27	»	»	»	»	15	»	»	»
2 juillet. .	2.556	136,7	58.30	»	»	»	»	15	»	»	»

L'animal a été conservé pendant les trois années suivantes à la Station Physiologique. Le 28 juillet 1917, ses caractéristiques sont les suivantes :

Poids.	Crête.	Ergots.	Instincts sexuels et chant.
3.590 gr.	50.21	46	Nuls

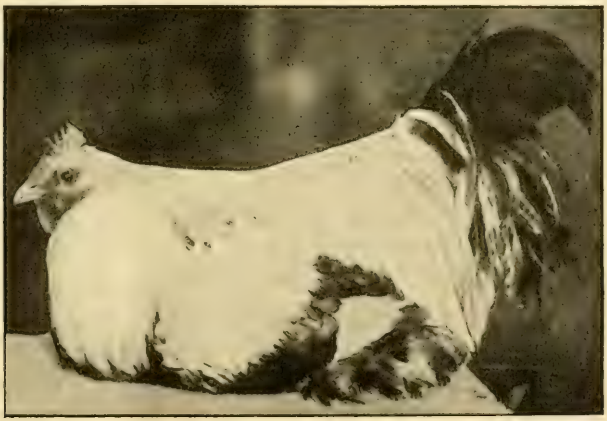


Fig. 30. — Photographie du n° 14 (prise le 3 octobre 1912) : tête de castrat : plumage mâle.

IV. Discussion. — La castration postpubérale retentit d'une façon variée sur les différents caractères sexuels secondaires. Envisageons-les successivement : plumage, ergots, instincts sexuels dans toutes leurs manifestations, enfin organes érectiles.

1° *Plumage. — Le plumage n'est nullement influencé par la castration postpubérale.* Il conserve ses caractères mâles et, lors des mues qui suivent (fig. 31), le nouveau plumage apparaît avec les mêmes caractéristiques, quant au camail, aux lancettes et aux faucilles. Le fait est bien visible chez l'animal n° 14 qui a été photographié après la mue de 1912 (fig. 30) : les faucilles notamment sont bien apparentes.

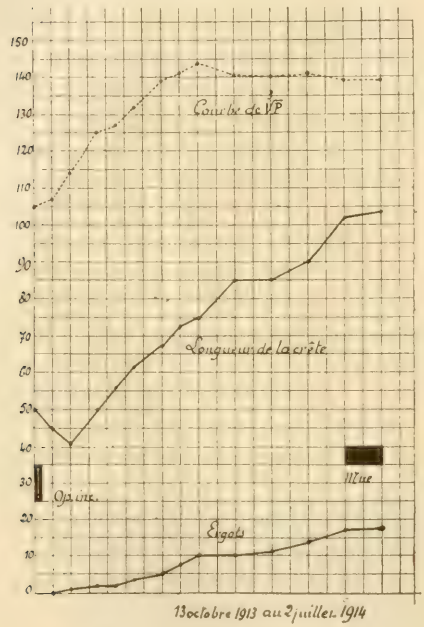


Fig. 31. — Graphique du n° 16.

2° *Ergots. — Les ergots ne sont pas modifiés davantage :* leur croissance se poursuit, malgré l'absence de glandes génitales, avec la même vitesse moyenne. Sans doute, il ne faut pas y voir un mouvement uniforme, au sens absolu du terme : il semble que l'allongement se fasse plutôt par bonds ; mais en répartissant les mesures sur un laps de temps suffisant, nous retrouvons, dans tous les cas, le nombre habituel, c'est-à-dire 18 millimètres par mois environ.

3° *Instincts sexuels.* — Il n'y a aucune différence, au point de vue sexuel, entre les présents castrats et ceux que nous avons étudiés précédemment. Comme la castration prépubérale, la castration postpubérale fait, du coq, un chapon : la seule différence est qu'ici *les instincts sexuels sont abolis*, tandis que chez les animaux qui sont castrés avant puberté, les instincts sexuels ne se sont pas développés.

Les chapons en question sont des animaux un peu lourds, moins actifs que leurs congénères entiers. Ils ne chantent plus ; *ils ne poussent pas même le cri enroué* du coquelet. Les coqs entiers ne leur cherchent pas querelle ; les castrats se contenteraient d'ailleurs de fuir craintivement ; d'autre part, ils sont indifférents vis-à-vis des poules et ne manifestent aucune ardeur sexuelle.

La disparition de l'ardeur sexuelle suit immédiatement l'ablation des glandes génitales. Sans doute, dès les premiers jours, cette disparition pouvait être imputée au traumatisme opératoire ; en fait, chez le n° 13 et le n° 15, qui ont été soumis à un simulacre de castration, nous avons constaté l'abolition des instincts sexuels ; mais, elle a été temporaire alors que la neutralité a toujours été définitive chez les castrats.

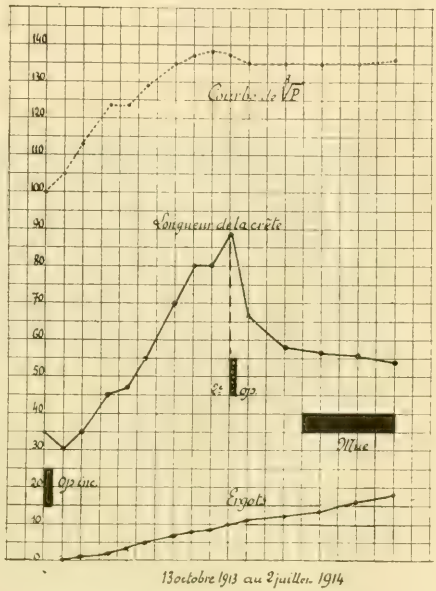


Fig. 32. — Graphique du n° 17.

Du reste, le traumatisme opératoire peut n'être pas suivi de la disparition momentanée de l'instinct sexuel ; nous avons pu nous en convaincre à l'occasion d'un essai de technique en mars 1912 : un coq adulte et particulièrement vigoureux est couché sur la table d'opération et anesthésié à l'éther ; une incision est pratiquée dans la région postérieure du corps, en arrière des os iliaques ; par cette incision, l'un des testicules est enlevé, l'autre est déchiré accidentellement et une hémorragie intense se produit, rendant impossible l'achèvement de l'opération. L'incision est alors suturée et l'animal est remis en cage : à peine libre, il manifeste son instinct sexuel par un acte positif et se met à chanter : la guérison suit rapidement, sans interruption de l'ardeur sexuelle.

4° *Organes érectiles.* — La régression de la crête et d'une façon générale des organes érectiles (barbillons, oreillons et joues) n'est pas moins remarquable que la suppression de l'instinct sexuel. En quelques semaines, *ces excroissances rutilantes ont perdu toutes leurs caractéristiques masculines* (fig. 29) et devenues telles que nous sont les avons observées chez les castrats des séries précédentes, c'est-à-dire *petites*, *exsangues*, *farineuses*. Cette régression suit immédiatement l'opération : le lendemain même, on commence à en apprécier la valeur et, dès les jours suivants, la physionomie du sujet est déjà toute transformée.

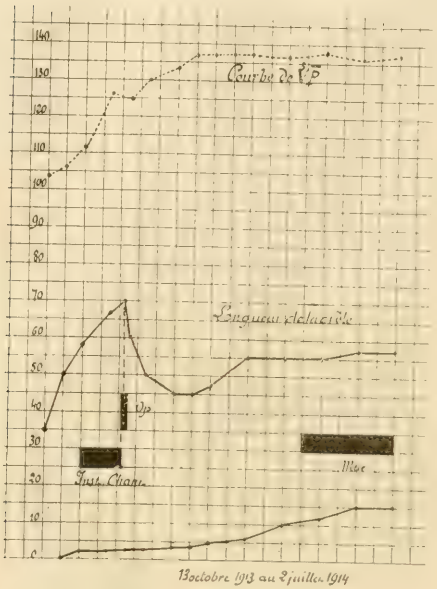


Fig. 33. — Graphique du n° 18.

Nos observations ont porté principalement sur les modifications de la crête en raison de la forme plus nette de cet organe.

Le changement de coloration est progressif : on voit la tonalité diminuer ; de rouge vif, la crête devient simplement rouge, puis elle pâlit peu à peu, comme si elle se vidait de sang. En même temps, la desquamation superficielle paraît plus intense et produit, à la surface, une poussière de pellicules épidermiques à aspect farineux.

Quant au changement de volume, il se produit d'une façon assez irrégulière ; arrondie au début ou plus ou moins rectangulaire, la crête s'amincit d'abord vers l'avant, ce qui lui donne un contour triangulaire ; finalement, la diminution gagne le bord postérieur et la crête reprend, mais en réduction, sa forme normale.

V. Expériences comparatives. — *Faut-il attribuer cette diminution à l'absence des glandes génitales?*

Pour lever toute incertitude à cet égard et pour rechercher si d'autres causes perturbatrices peuvent provoquer une modification du même genre, nous avons provoqué séparément les phénomènes susceptibles d'accompagner la castration, c'est-à-dire :

a) *diminution de poids ;*

b) *traumatisme banal ;*

c) *infection occasionnelle.*

Nous étions d'autant plus invité à faire cette analyse que

Fig. 34. — Photographie du nº 17 pendant une mue (mai 1914).

chez les Cervidés, une blessure de la patte provoque des troubles dans la croissance des bois (Röhig).

A. *Le jeûne produit-il une modification de la crête?*

L'animal nº 13 est isolé et ne reçoit aucune nourriture du 16 au 26 mars 1912. Le poids est déterminé le matin à 9 heures.

Date	Poids	Dimensions de la crête	Etat de la crête
16 mars.	2.535	110.65	Sanglant, érectile
17 » .	2.482	»	id.
18 » .	2.401	106.65	Pâlit un peu
19 » .	2.341	106.65	»
20 » .	2.290	106.69	»
21 » .	2.240	106.69	»
22 » .	2.202	106.69	»
23 » .	2.163	106.69	Diminution de turgescence
24 » .	2.110	106.69	Devient flasque
25 » .	2.072	107.70	*Crêtillons violacés*. Asphyxie
26 » .	2.372	107.70	id.
27 » . . .	2.317	107.69	Redevient sanglant
28 » . . .	2.349	107.69	»
29 » . .	2.376	106.68	Normal
30 » . . .	2.389	106.68	»
31 » . . .	»	»	»
1er avril. . .	2.387	106.65	»
2 » . . .	2.381	106.65	»
3 » . . .	2.433	111.66	»
4 » . . .	2.439	111.66	»
5 » . . .	2 576	111.66	»
6 » . . .	2.583	111.66	»
7 » . . .	2.602	111.66	»
8 » . . .	2.617	111.66	»
9 » . . .	2.612	113.66	»

Jeûne

Conclusion. — La chute de poids n'a pas influencé les dimensions de la crête de la même façon que la castration postpubérale. Sans doute, il y a eu au début une légère diminution (fig. 35), mais celle-ci ne s'est pas poursuivie, à l'inverse de ce que nous constatons dans les expériences de castration. D'autre part, il y a eu changement d'aspect, mais il ne s'est pas manifesté dans le même sens et il n'a pas la même signification : la crête devient flasque ; sa couleur passe du rouge au violacé, ce qui est l'indice d'un état physiologique mauvais.

B. *La crête peut-elle être modifiée par une cause infectieuse banale ?*

Une expérience est nécessaire pour trancher la question que pose l'état pathologique de l'animal n° 11. Dans ce cas spécial, la diminution rapide de la crête coïncide avec une infection grave : l'animal meurt au bout de quelques semaines dans un état de cachexie bien caractérisé : la cavité abdominale est remplie d'un liquide trouble et probablement infectieux Quelques centimètres cubes de ce liquide sont prélevés et injectés,

le 12 mars 1912, à un sujet sain et vigoureux, en maturité sexuelle (voir 1er tableau p. 72).

Conclusion. — Nous avons bien provoqué une diminution de poids (fig. 35) : cette diminution n'a pas été suivie d'une régression parallèle de la crête qui a conservé et sa dimension et son aspect.

Fig. 35. — Graphique relatif à l'influence du jeune (à g.) d'une infection (au milieu), d'un traumatisme (à d.), sur le développement de la crête. Cette influence est à peu près nulle.

C. *Un traumatisme opératoire, comparable à celui que nécessite toute castration, est-il susceptible de provoquer, même temporairement, une régression des organes érectiles?*

Pour en juger, nous soumettons, le 13 mars 1912, un coq vigoureux à un simulacre de castration : incision abdominale, torsion des testicules à l'aide de la pince à mors fenêtré : les testicules sont laissés en place : production d'une abondante hémorragie (voir 2e tableau p. 72).

Date	Poids	Dimensions de la crête	Aspect
6 mars . . .	1.426	86.51	Crête sanglante
12 mars (Inj.)	1.380	86.51	»
13 » . . .	1.240	86.50	»
14 » . . .	1.241	85.48	»
15 » . . .	1.252	85.48	»
16 » . . .	1.280	85.48	»
17 » . . .	»	»	»
18 » . . .	1.270	85.46	»
19 » . . .	1.314	85.46	»
20 » . . .	1 277	85.46	»
21 » . . .	1.271	85.46	»
22 » . . .	1.374	85.46	»
23 » . . .	1.345	85.46	»
24 » . . .	1.345	85.46	»
25 » . . .	1.345	85.46	»
26 » . . .	1.373	85.48	»
27 » . . .	1.349	85.48	»
28 » . . .	1.383	85.48	»
29 » . . .	1.406	88.49	»
30 » . . .	1.422	88.49	»

Date	Poids	Dimensions de la crête	Aspect
13 mars . . .	1.865	110.65	Sanglant
14 » . . .	1.822	109.63	id.
15 » . . .	1.799	109.63	*Crétillons violacés*
16 » . . .	»	109.63	id
17 » . . .	»	109.63	id.
18 » . . .	»	109 62	id.
19 » . . .	»	109 62	id.
20 » . . .	»	109.62	En voie de guérison
21 » . . .	1.783	109.62	id.
22 » . . .	1.761	108.62	id.
23 » . . .	1 757	108.62	id.
24 » . . .	»	»	id
25 » . . .	1.757	108.62	Aspect normal
26 » . . .	1.769	108.62	id.
27 » . . .	1.765	110.63	id.
28 » . . .	1.765	110.63	id.
29 » . . .	1.764	110.65	id.
30 » . . .	1.765	110.65	id.
31 » . . .	»	110.65	id.

Conclusion. — Le traumatisme a sans doute amené une légère diminution de la crête (fig. 35), mais cette diminution n'est nullement comparable à celle qu'a produite la castration postpubérale (2 mm. seulement au lieu de quelques centimètres). De plus, l'organe ne présente pas le même aspect : ce sont

encore les phénomènes asphyxiques qui amènent un changement de coloration des crétillons ; ceux-ci sont violacés après quelques jours, mais ne manifestent aucune tendance à devenir farineux : il faut y voir une conséquence d'une respiration difficile, occasionnée par la déchirure des sacs aériens abdominaux.

VI. Loi numérique de la régression de la crête. — 1° *Formule parabolique.* — Dans les observations relatives à la castration postpubérale, comptons le temps en semaines, à partir de l'opération ; indiquons les longueurs successives de la crête, la diminution durant la semaine écoulée et la diminution totale depuis le début de la régression.

	Durée	Longueur de la crête	Différences successives	Différences totalisées	
	—	—	—	—	
N° 11. —	0	84	»	»	Régression : 17 mm. Durée : 4 sem
	1	79	5	5	
	2	70	9	14	
	3	70	0	14	
	4	67	3	17	
N° 12. —	0	86	»	»	Régression : 31 mm. Durée : 6 sem.
	1	78	8	8	
	2	69	9	17	
	3	65	4	21	
	4	59	6	27	
	5	58	1	28	
	6	55	3	31	
	7	55	0	31	
N° 14. —	0	110	»	»	Régression : 52 mm. Durée : 12 sem.
	1	101	9	9	
	2	94	7	16	
	3	85	9	25	
	4	80	5	30	
	5	74	6	36	
	6	66	8	44	
	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .	
	8	64	2	46	
	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .	
	10	60	4	50	
	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .	
	12	58	2	52	

	Durée	Longueur de la crête	Différences successives	Différences totalisées	
	—	—	—	—	
N° 17. —	0	88	»	»	Régression : 31 mm. Durée : 8 sem.
	1	78	10	10	
	2	69	9	19	
	3	63	6	25	
	4	61	2	27	
	5	59	2	29	
	6	58	1	30	
	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .	
	10	57	»	31	
N° 18. —	0 jours	70	»	»	Régression : 25 mm. Durée : 5 sem.
	2 »	60	10	10	
	16 »	50	10	20	
	37 »	45	5	25	
	51 »	45	0	25	

Laissons de côté, pour le moment, les tableaux n°s 11 et 18 qui présentent des anomalies, et comparons les tableaux 12, 14 et 17. Nous constatons que la régression de la crête n'a pas une durée illimitée ; de plus, elle n'est pas uniforme : maximum au début, la valeur hebdomadaire de la régression diminue et finit par s'annuler : la crête est alors neutre.

La régularité même des nombres, celle des courbes qui les traduisent d'une façon apparente, font songer à une loi quantitative simple, en fonction du temps. La formule algébrique qui nous semble le plus d'accord avec les faits est l'expression parabolique

$$L = l + \frac{1}{2} c(\theta - t)^2$$

L étant la longueur de la crête au temps t (compté en semaines depuis la castration),

θ, la durée de la régression, exprimée en semaines,

l, la longueur de la crête, quand la régression est terminée,

c, une constante que l'on peut établir expérimentalement.

2° *Vérification.* — N° 12. — Régression : 31 mm. Durée : 6 sem.

$$l = 55. \quad c = 1,7$$

t.	0	1	2	3	4	5	6
$\frac{1}{2} c(\theta - t)^2$. .	31	21	13,5	7,5	3,5	1	0

$l + \frac{1}{2} c(\theta - t)^2$	86	76	68,5	62,5	58,5	56	55
Longueur observée	86	78	69	65	59	58	55

N° 14. — Régression : 52 mm. $\theta = 12$ sem. $l = 58$. $c = 0,72$

t	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
$\frac{1}{2} c(\theta - t)^2$.	52	43,5	36,0	29	23	17,6	13	9	5,7	3,2	1,5	0,4	0
$l + \frac{1}{2} c(\theta - t)^2$	110	101,5	94	87	81	75,6	71	67	63,7	61,2	59,5	58,4	58
Longueur observée	110	101	94	85	80	74	66	»	64	»	60	»	58

N° 17. — Régression : 31 mm. $\theta = 7$ sem. $l = 57$. $c = 1,26$

t	0	1	2	3	4	5	6	7
$\frac{1}{2} c(\theta - t)^2$.	31	22,7	15,7	10,0	5,7	2,5	0,6	0
$l + \frac{1}{2} c(\theta - t)^2$	88	79,7	72,7	67,0	62,7	59,5	57,6	57
Longueur observée	88	78	69	63	61	59	58	57

Sur le même graphique, traçons pour chaque cas, la courbe théorique (en pointillé) et la courbe fournie par l'observation (en trait continu). S'il y a coïncidence entre les deux courbes, la formule se trouvera vérifiée.

A cet égard, le tracé relatif au n° 14 (fig. 36) est très démonstratif, les points de la courbe vraie étant situés très près et de part et d'autre de la parabole théorique.

Par contre, la courbe vraie du n° 12 (fig. 37) est placée tout entière du même côté par rapport à la courbe calculée, et la coïncidence est moins remarquable. L'écart peut tenir à une indétermination relative à la fin de la régression, dont dépendent le nombre θ et la constante c. Faisons un nouveau calcul en prenant $\theta = 7$: dans ce cas, $c = 1,27$.

Les nombres théoriques sont alors :

86 77,7 70,7 65,1 60,6 57,5 55,6 55

ils conduisent à une parabole théorique qui coïncide mieux avec les points expérimentaux.

La même critique peut être faite au sujet du n° 17 (fig. 38). En admettant $\theta = 5$ et $l = 59$, on trouve pour C la valeur 2,3.

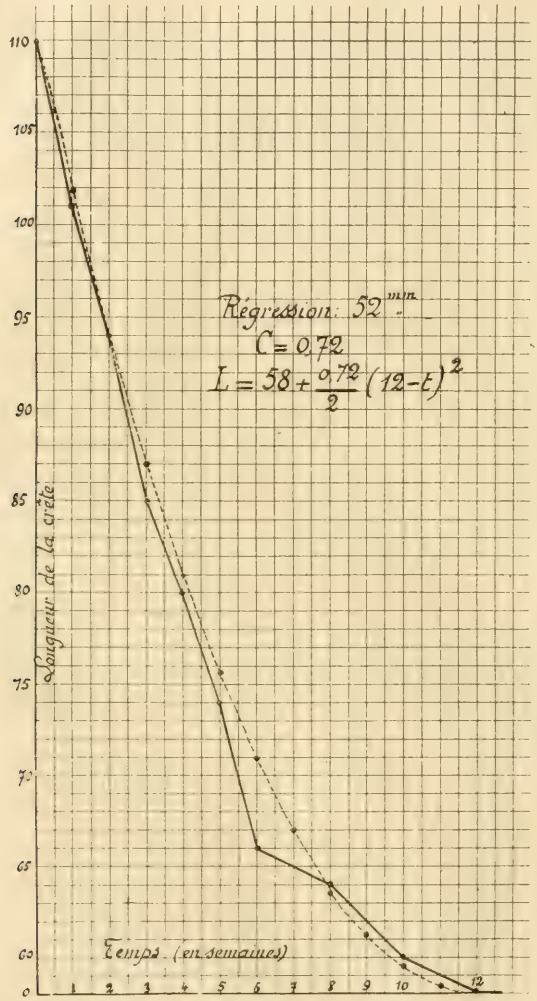


Fig. 36. — Courbe de régression de la crête chez le castrat n° 14.

Les nombres théoriques sont alors :

88 77,4 69,3 63,6 60,1 59

On obtient une coïncidence satisfaisante.

Nous admettons donc que la formule $L = l + \frac{1}{2} c (\theta - t)^2$

représente, d'une façon aussi exacte que possible, la variation linéaire de la crête, en fonction du temps, pendant la durée de

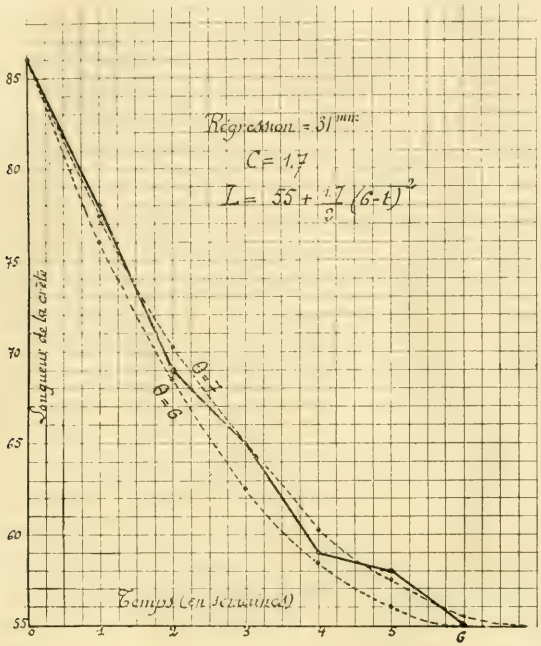


Fig. 37. — Courbe de régression de la crête chez le castrat n° 12. En abscisses, les temps ; en ordonnées, les longueurs de la crête La parabole théorique est tracée en pointillé.

la régression. La courbe correspondante est un segment de parabole tangente à l'horizontale.

3° *Extrapolation.* – La courbe résultant du tableau n° 11 finit en oblique (fig. 39). Cela s'explique par le fait que la mort de l'animal est survenue avant que la régression ait pris fin. Avec les cinq points connus, nous pouvons déterminer le tracé complet de la courbe. Trois d'entre eux suffisent d'ailleurs pour déterminer l, c et θ. Nous choisirons les points correspondant aux temps 0, 1 et 4 :

$$84 = l + \frac{1}{2} c\theta^2$$

$$79 = l + \frac{1}{2} c (\theta - 1)^2$$

$$67 = l + \frac{1}{2} c (\theta - 4)^2$$

De ce système de 3 équations à 3 inconnues, nous tirons :

$$l = 56{,}5$$
$$c = 0{,}5$$
$$\theta = 10{,}5$$

La valeur l trouvée dans ce cas est égale à celle qu'on a trouvée dans les autres sujets ; la durée calculée est un peu longue, mais vraisemblable.

Dans le cas du n° 18, nous n'avons pas suffisamment de points pour construire d'une façon instructive la courbe théorique. De

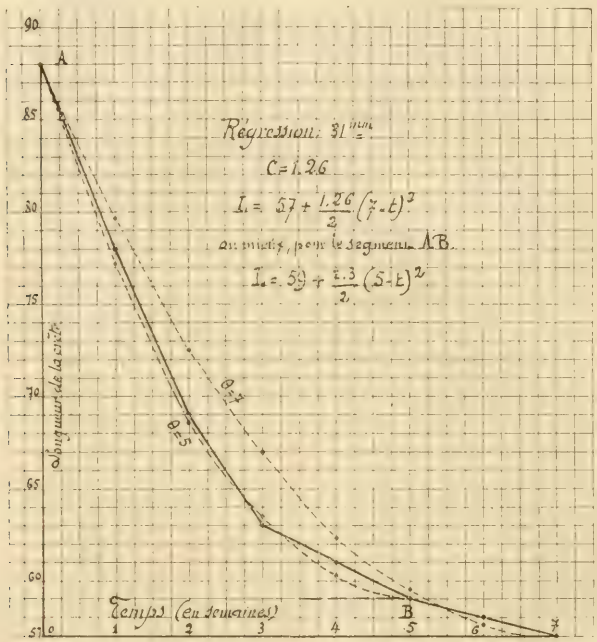


Fig. 38. — Courbe de régression de la crête chez le castrat n° 17.

plus, il y a eu, postérieurement à la castration, une légère augmentation de la crête, augmentation qui a pu modifier l'allure de la courbe.

4° *Remarques au sujet de la formule* $L = l + \frac{1}{2} c (\theta - t)^2$. — La longueur l représente la longueur de la crête après régression. L'expression $\frac{1}{2} c (\theta - t)^2$ en est le *complément variable* ; la

valeur de ce complément est maximum au moment de la castration ; soit λ ce maximum

$$t = 0 \qquad \lambda = \frac{1}{2} c\theta^2$$

λ représente la longueur conditionnée par l'harmozone testiculaire.

La formule du complément variable a beaucoup d'analogie avec celle de l'écoulement des liquides. Supposons un réservoir cylindrique vertical, de section S, rempli de liquide jusqu'à une hauteur h ; si nous pratiquons, dans la paroi inférieure, une ouverture de surface s, le liquide s'écoule, et le réservoir se vide en un temps θ. La hauteur h, au temps t, est facile à calculer :

$$h = \frac{1}{2} g \frac{s}{S} (\theta - t)^2$$

$g \frac{s}{S}$ étant une constante, l'analogie entre les deux formules est complète.

L'action de l'harmozone testiculaire consiste à diriger les processus d'assimilation, dans la crête, de façon à faire accroître la longueur de l à $l + \lambda$. Quand la longueur définitive est acquise, le rôle de l'harmozone n'est pas terminé ; elle maintient le caractère et s'oppose à la régression. Du reste, les autres caractères sexuels ayant une évolution comparable à celle de la crête, sinon aussi mesurable, on peut admettre que le même raisonnement leur est virtuellement applicable.

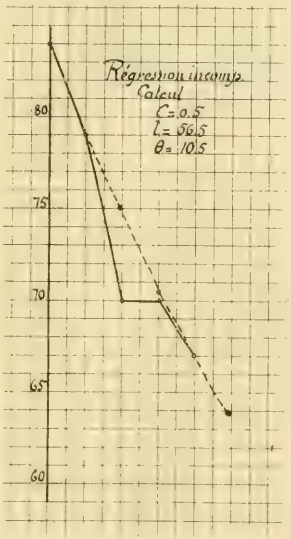


Fig. 39. — Segment de la courbe de régression de la crête chez le castrat nº 11.

La sexualité est ainsi schématisée par la valeur numérique λ, à laquelle nous donnons le nom de **potentiel sexuel**. Dans les cas étudiés, il a les valeurs suivantes :

27,5	31	52	31	25

Quand l'harmozone est supprimée, l'assimilation est rendue

impossible dans la crête, tout au moins dans la partie correspondant au complément variable et l'organe entre en régression. Le nombre c mesure l'accélération négative du mouvement. Cette constante c est liée à des propriétés intimes du tissu érectile, qui est seul en jeu en cette circonstance. *Elle marque l'aptitude de ce tissu à la régression, d'où le nom de* **constante de régression** *que nous lui avons donné.* De cette constante dépend la durée θ de la régression.

Valeurs trouvées : c :	1,7	0,72	1,26	0,5
θ :	6	12	7	10,5

Le départ brusque de la courbe permet d'affirmer que l'action de l'harmozone testiculaire cesse immédiatement, du fait de la castration, sans qu'il y ait transition entre l'état normal sexué et la régression post-opératoire. Nous devons admettre que l'harmozone testiculaire se détruit très vite soit dans le sang, soit dans les tissus. On peut objecter, il est vrai, que l'instinct sexuel et le chant persistent quelques jours après la castration ; cela tient probablement à ce que l'harmozone agit, dans ces deux cas, par l'intermédiaire du système nerveux ; elle aurait la propriété de l'érotiser, suivant l'expression de Steinach.

Il serait particulièrement intéressant de rechercher comment varient, avec l'âge, le potentiel sexuel λ, la constante de régression c et subsidiairement le nombre θ. Le nombre d'expériences dont nous disposons ne nous permet pas d'en juger. Sans doute λ est très élevé chez le n° 14 et il s'agit en l'espèce d'un coq plus âgé que les autres ; d'autre part, c'est aussi chez cet animal que θ est maximum. Il est possible que λ augmente légèrement avec l'âge et que c diminue. De nouvelles expériences sont nécessaires pour élucider cette question.

VII. Conclusions. — 1° La castration pratiquée chez les coqs adultes n'a aucune influence sur le plumage et n'affecte en rien la vitesse de croissance des ergots.

2° Elle entraîne par contre la disparition de l'instinct sexuel, du chant, de l'ardeur combative, et produit une régression remarquable des organes érectiles.

3° La diminution de la longueur de la crête s'effectue suivant

une loi simple en fonction du temps ; durant la régression, cette longueur est représentée par la formule

$$L = l + \frac{1}{2} c (\theta - t)^2$$

L étant la longueur au temps t, l la longueur définitive après régression, θ la durée totale de la régression. c est un nombre qui caractérise la vitesse décroissante de la régression : (*constante de régression*). Le terme $\frac{1}{2} c (\theta - t)^2$ est maximum quand $t = 0$: il mesure alors l'action de l'harmozone testiculaire, (*potentiel sexuel*).

1° L'harmozone testiculaire a une action continuelle et son intervention est nécessaire pour assurer le maintien de ceux des caractères qui sont conditionnés par le testicule.

*
* *

VIII. Equilibres physiologiques. — Une statistique relative à la crête des coqs, montre que les longueurs de cet organe se groupent autour de deux valeurs dont elles s'écartent très peu :

110 chez le mâle,
55 chez le castrat.

Quand la dimension définitive est atteinte, l'organe réalise un état d'équilibre auquel on peut donner le nom d'*équilibre physiologique*. L'équilibre de la crête neutre ne nécessite pas de conditions autres que les conditions physico-chimiques normales ; l'équilibre de la crête sexuée exige en outre la présence de l'harmozone testiculaire. On retrouverait des équilibres semblables et semblablement conditionnés, à propos des organes qui régressent après castration, notamment : vésicules séminales, prostate, pénis des rats et des cobayes, ou qui sont soumis à l'action d'harmozones différentes (squelette et hypophyse).

Dans chacun de ces cas, l'*équilibre neutre est éloigné de l'équilibre sexué*. Chez le coq, le passage de l'équilibre sexué à l'équilibre neutre s'effectue, après la castration postpubérale, suivant un *processus régulier* dont la fin est implicitement contenue dans la mise en route.

Entre l'équilibre sexué et l'équilibre neutre, *il n'y a place pour aucun équilibre stable* ; en effet, il n'y a dans les courbes aucun segment horizontal entre le palier qui correspond à la crête neutre et le palier qui correspond à la crête mâle. Entre ces deux paliers, la courbe est en ascension si l'animal est soumis à l'action du testicule ; elle est en descente, s'il s'agit d'un castrat. Il y a ainsi *discontinuité morphologique remarquable, si l'on envisage les caractères en équilibre.*

Peut-il y avoir de faux équilibres ? Voici une observation de Beebe qui montre que cela est possible. Un oiseau des Etats-Unis, *Piranga erythromelas*, possède en été un plumage nuptial écarlate, en hiver un plumage vert olive qui se rapproche de celui de la femelle. Si l'on garde les *Piranga* au repos, bien nourris et à la même température, on leur évite, à la fin de l'été, l'acquisition de la livrée vert olive. Mais un soudain écart de la température, en plus ou en moins, déclenche subitement la métamorphose les oiseaux maigrissent et se muent en vert olive. On peut dire que le plumage rouge de *Piranga* se trouvait, avant la mue, dans un état de faux équilibre : il a suffi d'une action physique pour faire cesser brusquement cet état.

CHAPITRE VII

TRANSPLANTATIONS TESTICULAIRES ET INJECTIONS D'EXTRAIT TESTICULAIRE

Nécessité des contre-épreuves. — Transplantations testiculaires. — Historique. — Expériences personnelles. — La castration incomplète. — Résultats. — Expériences systématiques. — Injection d'extraits de glande interstitielle de porc cryptorchide. — Discussion et résultats. — Remarques histologiques au sujet de la glande interstitielle.

Jusqu'ici, nous nous sommes préoccupé, soit d'empêcher le développement des caractères sexuels secondaires (castration prépubérale), soit de produire la régression de ces caractères lorsqu'ils se sont épanouis chez un adulte entier (castration postpubérale). Les résultats acquis permettent de conclure que le

testicule est une glande à sécrétion interne. Mais l'argumentation sera renforcée si nous démontrons « que l'atténuation ou la dis-« parition des effets de la castration s'obtiennent par l'admi-« nistration régulière d'extraits de l'organe ou par la greffe, « quand cela est possible. Le succès de cette thérapeutique « substitutive est la contre-épreuve des expériences de destruc-« tion des organes [1] ». Nous diviserons en deux catégories les expériences de contre-épreuve, suivant que nous pratiquons la greffe testiculaire ou que nous injectons des extraits d'organes.

I. Transplantations testiculaires. — 1° *Historique.* — Les premières expériences de transplantation testiculaire ont été faites en 1849 par Berthold. Cet auteur avait constaté combien il est difficile d'obtenir la castration complète chez le coq et avait remarqué la facilité avec laquelle de menus fragments de testicule, ayant échappé à l'attention de l'opérateur, se greffent dans le péritoine. Après avoir obtenu des chapons incomplets, ayant plus ou moins les caractères des coqs, il reprit systématiquement la question et fit des greffes homoplastiques (sur le même animal) et hétéroplastiques (sur un autre animal de même espèce) : les greffes réussissaient et atténuaient plus ou moins les effets de la castration.

Foges, dans un travail du même genre obtient des chapons incomplets, mais n'ayant pas fait une analyse précise des caractères du chapon, il fournit à leur sujet des interprétations discutables. C'est ainsi qu'il considère comme greffes efficaces celles qui ont modifié le plumage du chapon, bien qu'elles n'aient pas agi sur les organes érectiles de l'animal. Or, nous savons que la physionomie de la tête est, à l'exclusion du plumage, modifiée par la castration et la crête nous apparaît comme le critère le plus sensible de la masculinisation.

Steinach a fait à la Station physiologique de Vienne, des expériences de greffes testiculaires sur rats et cobayes : il opère sur des animaux âgés de 2 à 4 semaines. Quand la transplantation réussit, ce qui arrive souvent, les animaux redeviennent comparables aux témoins mâles en ce qui concerne les caractères mor-

[1] E. Gley. — « Relations entre les organes à sécrétion interne et les troubles de ces sécrétions ». Rapport présenté au 17e Congrès international de médecine de Londres, 1913.

phologiques (pénis, prostate, vésicules séminales) et les instincts; ceux-ci apparaissent à la même époque et présentent leurs modalités habituelles.

Des expériences de transplantation testiculaire ont été entreprises sur les grenouilles par Nussbaum, Meisenheimer, Steinach. Ces auteurs opèrent sur des animaux préalablement castrés, chez lesquels le coussinet du pouce a disparu : ils introduisent des fragments de testicule sous la peau ou dans les sacs lymphatiques sous-cutanés ; après quelques semaines, ils observent la formation d'un nouveau coussinet. Il est vrai que Meisenheimer obtient un résultat semblable, à l'intensité près, en pratiquant, chez le mâle castré, une greffe ovarienne.

2° *Expériences personnelles.* — Nos recherches ont porté sur deux séries d'animaux : la première comprend quatre coqs castrés incomplètement et chez lesquels se sont développés des nodules testiculaires plus ou moins volumineux ; la seconde comprend trois animaux : deux ont reçu des fragments de testicule, le troisième étant conservé comme témoin.

Série I. Castration incomplète. — Ce sont des hasards d'expérience qui nous ont permis tout d'abord d'observer des castrats incomplets. Il s'agit d'animaux qui ont été soumis au même traitement que les castrats des séries précédentes, mais chez lesquels nous trouvons, à l'autopsie, des *nodules testiculaires.* On peut élever une discussion au sujet de ces nodules ; il semble probable qu'ils proviennent, soit de masses très petites de parenchyme, laissées en place au moment de la castration, soit de bribes de tissu, détachées de l'organe par écrasement, à l'instant même où on l'insère dans la pince à mors fenêtrés. Il est possible aussi qu'ils résultent de *nids de cellules testiculaires* épars dans le péritoine et qui se développeraient par compensation après l'ablation complète de la glande ; cette dernière hypothèse paraît d'autant moins invraisemblable que nous avons observé déjà, chez un castrat hors série, la présence d'un nodule semblable, situé à la face interne d'une côte, très loin du testicule : d'ailleurs c'est un fait bien connu que les capsules surrénales présentent des vicariances du même genre, faciles à reconnaître grâce à la réaction chromaffine.

Lors de l'autopsie, les nodules ont été prélevés, pesés et fixés ensuite au formol picro-acétique (liquide de Bouin) en vue de vérifier leur structure. Les animaux ont été suivis et mensurés comme précédemment.

N° 19. — Coq race mélangée à dominante Leghorn. Né le 30 avril 1910. Castré incomplètement le 27 juillet 1910.

(Voir graphique fig. 40 et photo fig. 42)

Date	Poids		Organes érectiles			Plumage			Ergots	Instincts	
	En gr.	% V.P	Crête	Barbillons	Aspect	Camail	Lancettes	Faucilles		Chant	Ardeur sexuelle
27 juillet . .	1 030	101	50.28	25.20	pâle	—	0	0	0	0	0
3 octobre .	1.535	114	62.34	28.30	id.	—	—	—	2	0	0
23 novemb..	1.910	124	90.55	37.30	sanglant	—	—	—	3	0	0
22 décembre	1.910	124	110.75	40.50	»	»	»	»	10	0	0
13 février. .	2.080	124	130.90	55.50	»	»	»	»	10	—	—
11 avril. . :	2.184	129	130.90	60.55	»	»	»	»	12	»	»
1er juillet .	2.279	131	130.90	70.50	»	»	»	»	15	»	»
31 octobre .	2.151	128	137.89	72.55	»	»	»	»	25	»	»

Autopsié le 31 octobre 1911.
Restes testiculaires de 1 gr. environ, *in situ* et dans péritoine environnant.
Foie : 42 gr.
Adiposité presque nulle. Masse adipeuse péritonéale : 9 gr.

Testicule. — Nous avons étudié un nodule assez gros, de forme trapézoïdale 6mm×3mm.

Membrane extérieure épaisse, se prolongeant à l'intérieur par des fibres conjonctives enchevêtrées en réseau à mailles serrées. Noyaux minces et aplatis contre les fibres conjonctives. — On trouve, dans les mailles conjonctives, soit des groupes de quelques cellules à cytoplasme clair et à gros noyau, soit des canaux séminifères avec figures de préspermatogénèse — soit enfin des canaux séminifères avec spermatozoïdes dans la lumière du canal.

N° 20. — Coq race mélangée. Né le 30 avril 1910. Castré incomplètement le 28 juillet 1910.

(Voir graphique fig. 40)

Date	Poids		Organes érectiles			Plumage			Ergots	Instincts	
	En gr.	$\sqrt[3]{P}$	Crête	Barbillons	Aspect	Camail	Lancettes	Faucilles		Chant	Ardeur sexuelle
27 juillet . .	974	99	38.18	16.20	pâle	—	0	0	0	0	0
3 octobre .	1.234	107	47.24	23.20	»	—	—	—	5	»	»
23 novemb..	1.442	113	70.45	35.35	sanglant	—	—	—	10	»	»
22 décembre	1.798	121.8	85.55	30.40	»	»	—	—	10	»	»
13 février. .	2.084	127.5	90.55	40.45	»	»	»	»	10	—	—
11 avril. . .	2.044	126,5	95.55	46.35	»	»	»	»	11	»	»
13 juillet . .	2.293	132	102.58	50.34	»	»	»	»	21	»	»
23 octobre .	2.565	137	111.69	51.40	»	»	»	»	25	»	»

Autopsié le 23 octobre 1911.
Nodule testiculaire de 0 gr. 5 environ.
Foie : 26 gr.
Adiposité exagérée. Masse adipeuse péritonéale : 216 gr.

Testicule. — Le nodule arrondi a 7mm environ de diamètre. Vu au microscope, on y remarque une albuginée qui envoie vers l'intérieur des lames conjonctives avec noyaux minces, disposées localement en réseau serré. En dehors de ce réseau, on aperçoit des tubes séminifères à divers stades (fig. 41) : les uns sont normaux, d'autres présentent des spermatozoïdes en voie de régression ; certains ont une structure sertolienne. Le tissu conjonctif intertubulaire peut être localement assez épais et présenter des cellules à noyau arrondi.

N° 21. — Coq race mélangée. Né le 30 avril 1910. Castré incomplètement le 30 juillet 1910.

(Voir graphique fig. 40)

Date	Poids		Organes érectiles			Plumage			Ergots	Instincts	
	En gr.	3 p	Crête	Barbillons	Aspect	Camail	Lancettes	Faucilles		Chant	Ardeur sexuelle
29 juillet . .	1.114	103	42.20	22.20	pâle	—	0	0	0	0	0
3 octobre .	1.517	114,6	55.32	24.24	»	—	—	—	2	»	»
23 novemb..	1.973	125	70.42	30.30	»	—	—	—	7	»	»
22 décembre	1.950	125	82.50	35.35	»	»	»	»	10	»	»
13 février. .	2.089	127	85.52	32.38	»	»	»	»	11	»	»
11 avril. . .	2.186	129	85.50	40.40	sanglant	»	»	»	13	»	»
13 juillet . .	2.347	132	85.49	40.40	»	»	»	»	20	»	»
30 octobre .	2.645	138	97.67	42.48	»	»	»	»	25	»	»

Autopsié le 31 octobre 1911.
Nodules testiculaires : 0 gr. 7.
Foie : 26 gr.
Adiposité exagérée. — Masse adipeuse péritonéale : 201 gr.

Testicule. — Nous avons observé au microscope une coupe faite dans un nodule de 5mm de diamètre.

Albuginée épaisse. Le réseau conjonctif qui s'y rattache est disposé assez irrégulièrement et présente un peu excentriquement un réseau serré. Les mailles sont remplies par des cellules assez grandes. En dehors de ce réseau on observe des canaux séminifères, parfois contigus, en spermatogénèse.

N° 22. — Coq race Leghorn. Né le 30 avril 1910. Castré incomplètement le 29 juillet 1910.

(Voir graphique fig. 40)

Date	Poids		Organes érectiles			Plumage			Ergots	Instincts	
	En gr.	%	Crête	Barbillons	Aspect	Camail	Lancettes	Faucilles		Chant	Ardeur sexuelle
27 juillet . .	910	99	40.20	20.22	pâle	—	—	0	0	0	0
3 octobre .	1.156	104,8	50.30	28.25	sanglant	—	—	—	3	—	»
23 novemb..	1.305	109	70.45	35.38	»	»	»	—	6	»	—
22 décembre	1.446	113,0	80.55	42.42	»	»	»	»	10	»	»
13 février. .	1.580	116,6	82.45	45.50	»	»	»	»	10	»	»
11 avril. . .	1.394	111,6	80.48	38.50	»	»	»	»	15	»	»
13 juillet . .	1.497	114.4	80.48	46.60	»	»	»	»	21	»	»
Fin octobre.	1.845	122,8	82.51	45.55	»	»	»	»	31	»	»

Autopsié le 16 octobre 1911.
Reste testiculaire à droite : 1 gr. 5.
Foie : 32 gr.
Adiposité médiocre. — Masse adipeuse péritonéale : 35 gr.

Discussion. — Pour saisir l'intérêt des présentes expériences, il est nécessaire de comparer les résultats obtenus à ceux que nous ont fournis les coqs de la première série.

Nous constatons que les organes érectiles ont évolué de la même façon dans les deux séries. Il y a bien quelques différences, mais elles ne nous paraissent pas dépasser la limite des variations individuelles : tout au plus pourrait-on conclure que la crête a mis, chez les castrats incomplets, un peu plus de temps pour atteindre sa dimension définitive (fig. 42). Chez les mâles de la série I, elle croît assez rapidement et le palier de la courbe est atteint en 4 mois ; chez les castrats incomplets, la courbe est ascendante pendant plus de six mois et d'une façon irrégulière : remarquons qu'elle se termine par un segment ascendant dans les quatre cas, alors qu'elle est descendante au même moment chez les n°s 2 et 3 de la première série. Nous ne pouvons expliquer cette particularité.

La croissance est identique en ce qui concerne les ergots qui

se sont allongés avec la même vitesse dans les deux séries ; de même le plumage mâle évolue de la même façon.

Tout autres sont les conclusions auxquelles nous conduisent

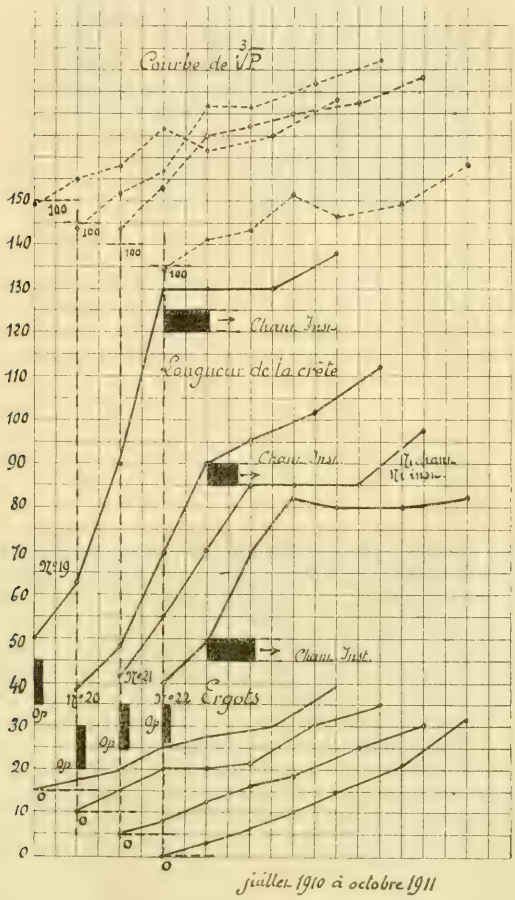


Fig. 40. — Graphique relatif aux castrats incomplets nos 19, 20, 21, 22 : les courbes de développement sont semblables à celles que l'on observe chez les mâles normaux (Cf. fig. 6).

les nombres relatifs au développement de l'instinct sexuel, du chant et de l'adiposité. A ce sujet une distinction s'impose entre les différents castrats incomplets ; trois d'entre eux ont manifesté des instincts sexuels bien caractérisés ; le n° 21 par contre n'a

jamais manifesté d'ardeur sexuelle et n'a jamais poussé de coquerico. Enfin, tandis que les nos 19 et 22 restent maigres, les

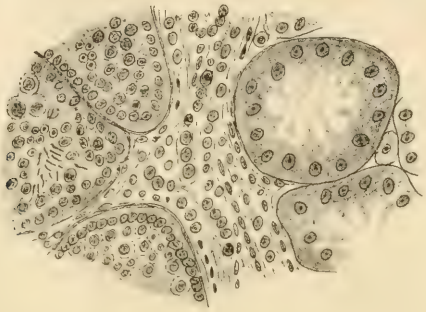


Fig. 41. — Structure du nodule de régénération du coq no 20. A gauche canaux séminifères avec cellules de la lignée séminale et même spermatozoïdes ; à droite, tubes dégénérés, réduits à un protoplasme vacuolaire avec noyaux sertoliens. Au milieu tissu conjonctif avec noyaux aplatis et noyaux ronds.

nos 20 et 21 présentent à l'autopsie, une adiposité exagérée, rappelant celle des castrats. Si l'on se reporte aux pesées des testi-

Fig. 42. — Photographie du castrat incomplet no 19 prise en mai 1911. Crête très développée, malgré la quantité minime de tissu testiculaire.

cules, on voit qu'il s'agit de deux animaux possédant 0 gr. 7 et

0 gr. 5 de substance testiculaire. Nous pensons que ces masses réalisent le minimum au-dessous duquel l'ensemble des caractères sexuels secondaires n'évolue pas. Le cas du n° 21 laisserait supposer en outre que ce minimum n'est pas le même pour tous les caractères et qu'il faut plus de masse glandulaire pour déclancher l'instinct sexuel, le chant et l'adiposité que pour provoquer le développement des organes érectiles.

*
* *

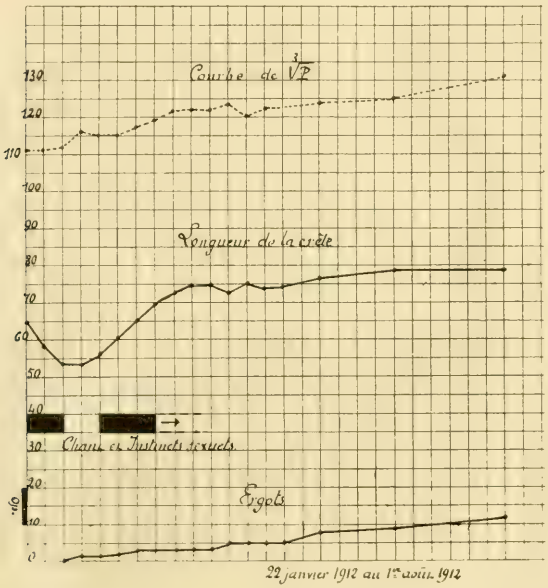


Fig. 43. — Transplantations systématiques. Graphique du coq n° 23, remarquer la décroissance de la crête, consécutive à la transplantation, puis la reprise du développement normal.

Série II. Expériences systématiques. — Afin de suivre d'une façon plus précise, l'influence des transplantations testiculaires, nous avons repris systématiquement ces expériences. Notre but était de déterminer la marche même de l'effet produit ; pour cela un excellent criterium existe dans l'aspect et l'allongement de la crête. Les nodules testiculaires ont-ils tout de suite une influence déterminante, ou bien s'écoule-t-il un laps de temps plus ou moins grand entre leur introduction volon-

taire ou accidentelle dans le péritoine et l'apparition de leur action morphogène : telle est la question que nous avons à envisager.

Pour la résoudre, nous avons fait porter nos recherches sur des coquelets en voie d'évolution sexuelle. Il ne faut pas les prendre trop jeunes, sinon il est difficile de pouvoir juger du commencement même de l'action des nodules ; il ne faut pas

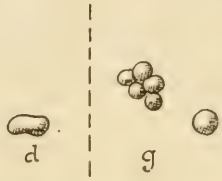


Fig. 44. — Nodules de régénération chez le nº 23.

non plus les prendre trop âgés, sinon on est exposé à voir s'atrophier les transplantations, celles-ci étant moins faciles à réussir, comme l'a montré Steinach, au fur et à mesure qu'un animal vieillit.

Trois coquelets sont mis en expérience : deux sont complètement castrés, le troisième est conservé comme témoin. Lors de la castration, les testicules, recueillis d'une façon aseptique, sont coupés en menus fragments et les morceaux sont replacés directement dans la cavité péritonéale, au voisinage de l'insertion du testicule. Le traumatisme opératoire qui a quelque peu déchiré la séreuse à cet endroit crée un milieu favorable à la régénération du parenchyme germinal.

*
* *

N° 23. — Coq race mélangée. — Né à la Station Physiologique en août 1911. Evolution sexuelle un peu plus lente que dans le cas précédent.

Opéré le 22 janvier 1912. Testicules : longueur 14mm. Transplantation immédiate.

(Voir graphique fig. 43)

Date	Poids		Organes érectiles			Ergots	Plumage	Chant	Instincts
	En gr.	$\sqrt[3]{P}$	Crête	Barbillons	Aspect				
22 janvier . .	1.390	111,6	65.34	35.25	sanglant	0	mâle	ch.	mâle
30 » . .	1.364	111	58 28	30.25	pâle	0	»	»	»
7 février . .	1.403	112	54.25	30.25	»	0	»	0	Inst. abolis
13 » . .	1.573	116	54.31	28.28	»	0	»	»	»
20 » . .	1.542	115	56.31	30.32	sanglant	1	»	ch.	Inst. rétab.
28 » . .	1.531	115	60.35	32.33	»	2	»	»	»
6 mars . . .	1.587	116,4	65.37	36.37	»	3	»	»	»
13 » . . .	1.675	118,5	69.40	36.40	»	3	»	»	»
20 » . . .	1.789	121,5	72.40	36.40	»	3	»	»	»
27 » . . .	1.828	122	74.40	»	»	3	»	»	»
3 avril . . .	1.811	122	74.39	39.32	»	4	»	»	»
10 » . . .	1.848	123	71.40	37.35	»	5	»	»	»
17 » . . .	1.735	120	75.44	40.40	»	5	»	»	»
24 » . . .	1.824	122	74.44	40.40	»	5	»	»	»
30 » . . .	1.822	122	74.46	40.40	»	5	»	»	»
15 mai . . .	1.874	123,5	76.48	40.40	»	7	»	»	»
15 juin . . .	2.003	126	78.47	38.35	»	9	»	»	»
15 octobre. .	2.490	135	78.46	41.45	»	15	»	»	»

Autopsié le 10 octobre 1912.

Régénérations testiculaires forment de nombreux nodules blanchâtres et durs (fig. 44). A droite, un nodule au voisinage de l'ancienne insertion du testicule ; à gauche, deux groupes de nodules ; l'un est formé de petits grains blancs au voisinage immédiat du plan médian, l'autre sur le côté, à 2cm environ. Le poids total est de 1 gr. Une partie est conservée dans le formol à 2 %; les autres sont fixés au liquide de Bouin.

Adiposité moyenne. — Foie 38 gr.

Etude histologique des nodules testiculaires. — Les nodules ont la structure déjà décrite : de l'albuginée part un réseau conjonctif irrégulier qui partage le testicule en cavités plus ou moins arrondies et de dimensions très différentes. Les petites renferment quelques cellules claires à noyau arrondi. Les plus grandes renferment des canaux séminifères avec figures de préspermatogénèse ou même de spermatogénèse. — Beaucoup de spermatozoïdes sont épars et en dégénérescence.

N° 24. — Coq race mélangée. — Né à la Station Physiologique en août 1911. Evolution sexuelle en janvier 1912. — Opéré le 22 janvier 1912. — Testicule : long. 15mm. Transplantation immédiate.

(Voir graphique fig. 45)

Date	Poids		Organes érectiles			Ergots	Plumage	Chant	Instincts
	En gr.	3 p.	Crête	Barbillons	Aspect				
22 janvier . .	1.108	103,5	58.35	28.26	pâle	0	mâle	0	0
30 » . .	1.135	104.3	50.28	28.26	»	0	»	»	»
7 février . .	1.257	106,9	49.28	25.22	»	2	»	»	»
13 » . .	1.298	109,1	52.28	25.25	»	3	»	»	»
20 » . .	1.336	110	59.34	32.27	»	3	»	»	»
28 » . .	1.232	106,2	62.38	32.34	sanglant	3	»	ch.	Inst. comp.
6 mars . . .	1.291	109	65 38	35.36	»	4	»	»	»
13 » . . .	1.422	112,5	71.42	35.40	»	5	»	»	»
20 » . . .	1.492	114.2	72.44	36.40	»	7	»	»	»
27 » . . .	1.495	114,4	75.47	38.45	»	7	»	»	»
3 avril . . .	1 502	114.6	77.46	40.44	»	8	»	»	»
10 » . . .	1.504	114,6	79.48	42.46	»	8	»	»	»
17 » . . .	1.507	114.7	79.48	42.48	»	8	»	»	»
24 » . . .	1.495	114,4	80.48	43.49	»	8	»	»	»
30 » . . .	1.496	114,4	80.48	37.50	»	8	»	»	»
15 mai . . .	1.517	114,8	82.48	37.52	»	10	»	»	»
15 juin . . .	1.608	117,0	84.54	45.50	»	14	»	»	»
15 octobre. .	1.962	125	85.56	43.48	»	23	»	»	»

Autopsié le 10 octobre 1912.

Régénérations testiculaires formées de nodules blanchâtres, bosselés et durs (fig. 46). Ils sont situés dans le voisinage de l'ancienne insertion des testicules. Le poids total est de 2 gr. Les uns sont conservés dans le formol à 2 °/₀ ; les autres sont fixés au liquide de Bouin.

Foie : 33 gr. Adiposité médiocre.

Etude histologique des nodules testiculaires. — Structure un peu spéciale. Albuginée très épaisse A l'intérieur, canaux séminifères minces apparents, entourés de lames conjonctives. Ces canaux sont contigus et il n'y a pas de tissu interstitiel bien net. Quelques canaux sont presque vides, ne conservant qu'une couche de noyaux sertoliens contre la paroi et des débris cellulaires vers le centre. D'autres sont normaux, mais les différents éléments de la lignée séminale sont enchevêtrés.

N° 25. — Témoin. Coq né en août 1911 à la Station Physiologique. — Evolution sexuelle en janvier 1912.

(Voir graph. fig. 47)

Date	Poids		Organes érectiles			Ergots	Plumage	Chant	Instincts
	En gr.	%	Crête	Barbillons	Aspect				
22 janvier . .	1.094	103,0	60.34	29.22	sanglant	3	mâle	0	nuls
30 » . .	1.230	106,2	68.36	31.42	»	4	»	ch.	Inst. comp.
7 février .	1.260	106.9	70.39	34.42	»	5	»	»	»
13 » . .	1 358	110.8	73.42	38.46	»	5	»	»	»
20 » . .	1.351	110,6	78.45	38.48	»	5	»	»	»
28 » . .	1.418	112.4	82.50	40.48	»	7	»	»	»
6 mars . . .	1.426	112,6	86.51	40.50	»	7	»	»	»
13 » . . .	1.240	106,4	85.50	40.50	»	7	»	»	»
20 » . . .	1.272	108,0	85.40	40.45	»	7	»	»	»
27 » . . .	1.349	110.5	85.48	40.51	»	7	»	»	»
3 avril . . .	1.405	112.0	87.46	38.38	»	7	»	»	»
10 » . . .	—	—	90.47	43.39	»	9	»	»	»
17 » . . .	1.391	111.6	90.51	44.55	»	11	»	»	»
24 » . . .	1.450	113,0	88.5[illegible]	42.52	»	11	»	»	»
30 » . . .	1.432	112,7	89.51	40.53	»	11	»	»	»
15 mai . . .	1.452	113,0	91.52	40.53	»	13	»	»	»
15 juin . . .	1.573	116,3	90.50	48.55	»	16	»	»	»
15 octobre. .	1.900		86.49	40.54	»	24	»	»	»

Autopsié le 10 octobre 1912.
Testicules petits : poids total : 8 gr. 3.
Foie : 45 gr.
Adiposité presque nulle.

Discussion. — De l'examen des graphiques qui se rapportent aux trois animaux en question, il ressort nettement que la croissance des ergots n'est pas influencée par la double opération : castration puis transplantation. Il en est de même pour le plumage.

Par contre, le développement des organes érectiles présente une évolution particulière. Pendant les trois semaines (n° 23) ou les deux semaines (n° 24) qui ont suivi la castration, nous constatons un phénomène de régression qui est tout à fait semblable à celui que nous ont présenté les expériences de castration postpubérale. Même courbe décroissante, débutant brusquement en angle aigu avec la verticale — même allure parabolique de cette courbe ; il semble bien que la longueur de la

crête tende vers une longueur neutre. Au bout de 15 à 20 jours, l'allure change complètement, la courbe redevenant ascendante (fig. 48). On peut noter que la reprise de l'allure normale ne

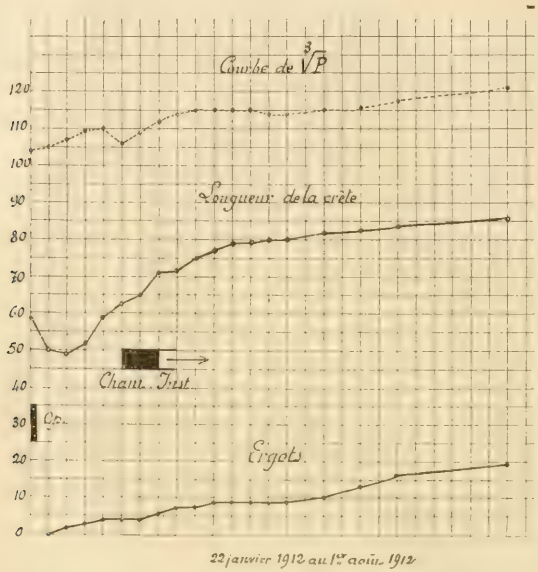


Fig. 45. — Graphique du nº 24. Même remarque.

se fait pas brusquement (fig. 43 et 45), sans quoi les deux courbes se rencontreraient à angle plus ou moins obtus, et non d'une façon tangentielle ; la reprise de la croissance apparaît

Fig. 46. — Nodules de régénération chez le nº 24.

comme un simple changement de signe d'une régression qui se termine à zéro.

L'analyse de la courbe permet de préjuger du moment où se produit la reprise fonctionnelle des transplantations testiculaires : ce moment correspond au point où se produit le changement d'allure de la courbe. Dans le cas du nº 23, où la courbe de

régression peut être déterminée aisément, puisque nous connaissons trois de ses points, le calcul montre que la longueur neutre

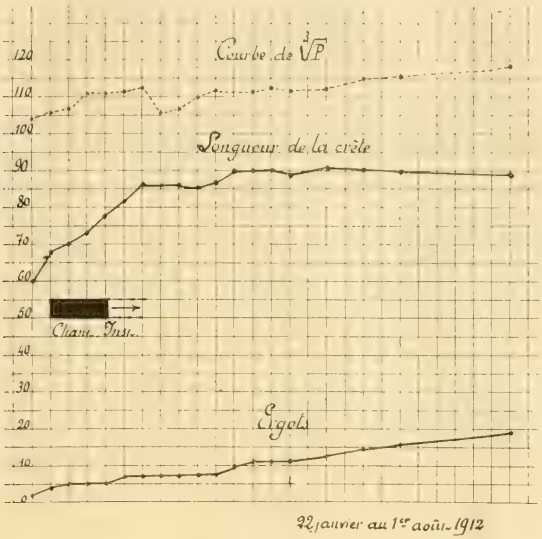


Fig. 47. — Graphique du nº 25 : témoin.

serait de 53 et la durée de la régression de trois semaines. Il s'ensuit que les transplantations ont commencé à agir pendant

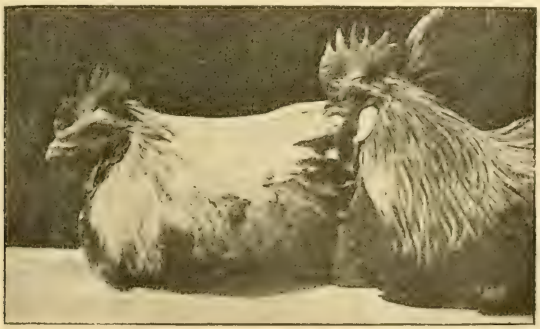


Fig. 48. — Photographie des nos 23 et 25 prise en avril 1912 : la tête dans les deux cas est celle d'un mâle.

la troisième semaine et qu'elles ont provoqué la reprise de la crête avant que celle-ci ait atteint sa longueur neutre. La même

superposition des deux effets a pu se produire chez l'animal n° 24, mais la courbe ne présente pas suffisamment de points pour que nous puissions l'affirmer d'une façon précise.

En ce qui concerne l'instinct sexuel, nous constatons que les transplantations l'ont fait apparaître, avec ses caractères habituels. Nous notons toutefois un retard de trois ou quatre semaines ; cela n'a rien qui doive nous étonner, étant donné le temps que les transplantations ont mis pour acquérir leur efficacité. Il ne s'agit pas d'ailleurs d'un effet qui eût été potentiellement acquis du fait de l'influence des glandes génitales antécédentes puisque chez l'animal n° 23 et malgré la transplantation, les instincts sexuels qui étaient développés au moment de la castration, ont disparu momentanément (pendant une dizaine de jours). Leur disparition doit être imputée à la castration ; leur réapparition ultérieure à l'influence physiologique de nodules testiculaires régénérés.

Conclusions

Le tissu testiculaire possède une aptitude remarquable à la transplantation : de petits morceaux de testicule peuvent se développer *in situ*, mais ils peuvent aussi bien se développer en des points du péritoine plus ou moins éloignés de la place normale. Ils sont formés de tissu conjonctif au milieu duquel sont noyés des tubes séminifères plus ou moins dégénérés ; le tissu conjonctif n'a pas l'aspect du parenchyme interstitiel classique.

Les nodules de régénération ont une influence aussi complète sur les caractères sexuels secondaires que le testicule normal : ils font reparaître ceux d'entre eux qui sont annihilés par la castration.

L'action de ces nodules n'est pas immédiate; il s'écoule plusieurs semaines entre le moment où ils sont semés dans le péritoine et le moment où s'exerce leur action : cette durée correspond au temps de reprise des transplantations.

*
* *

II. Injection d'extrait testiculaire. — Il semble admis, en physiologie, que l'injection du liquide de macération d'un organe

glandulaire peut suppléer momentanément au fonctionnement normal de l'organe. Aussi, la pratique des injections sous-cutanées ou intraveineuses d'extraits d'organes est-elle usitée depuis longtemps déjà pour rechercher le rôle des glandes présumées à sécrétion interne.

1° *Historique.* — Cette méthode a donné avec la thyroïde des résultats d'un haut intérêt. En ce qui concerne le testicule, elle a été appliquée tout d'abord par Brown-Sequard qui, expérimentant sur lui-même, a montré que l'injection d'extraits de glandes mâles du cobaye accroît la vigueur musculaire et augmente la capacité de travail intellectuel ; d'autres expérimentateurs ont suivi, et ont établi quelques propriétés des extraits testiculaires, dont l'exposé sortirait du cadre de ce travail.

Toutefois beaucoup de réserves ont été faites par plusieurs physiologistes au sujet de cette méthode, réserves que Gley divise en quatre catégories : 1° Les extraits d'organes contiennent autre chose que la sécrétion interne même de la glande, notamment des matières albuminoïdes variées. 2° Ils peuvent par contre ne pas contenir tout le produit spécifique de cette glande. 3° Ils possèdent une action toxique, mais leur injection immunise très rapidement l'organisme contre les injections ultérieures. 4° Ils peuvent produire des phénomènes d'anaphylaxie redoutables. D'autre part, Gley a établi maintes fois, dans ses expériences démonstratives du Collège de France, que ces extraits perdent assez rapidement leurs propriétés spéciales.

Nous devons donc conclure que la méthode des extraits d'organes ne peut fournir à elle seule, l'argument fondamental établissant le rôle endocrine d'un organe ; nous n'y aurons recours qu'à titre complémentaire, comme vérification des expériences d'ablation et de transplantation.

Quelques auteurs se sont préoccupés de l'action morphogène de l'extrait testiculaire. Déjà Dor, Maisonnave, Monziols ont montré que chez les enfants croissant trop vite, l'injection de suc testiculaire a pour effet de ralentir la croissance.

D'autre part, à propos de jeunes chapons, Loewy constate que l'injection de substance testiculaire a pour effet de produire une meilleure croissance de la crête, des barbillons et des oreillons. Enfin Steinach, opérant sur des grenouilles mâles castrées (*Rana temporaria* et *esculenta*), observe que l'injection de testicules

broyés, empruntés à des mâles au moment des amours, a pour effet de développer le bourrelet du pouce et de rendre possible le réflexe de l'embrassement. On peut donc admettre que l'*injection d'extrait testiculaire* supprime les troubles qui sont provoqués dans l'organisme par la castration.

2° *Spécificité physiologique.* — Nous avons porté la question sur un autre terrain. Comme le fait remarquer Gley, « un des « caractères importants des hormones (et des harmozones) est « leur spécificité d'action, spécificité anatomique et physiologi- « que et nullement zoologique. Les produits sécrétés et doués « d'une action élective proviennent d'un organe déterminé, et « seulement de cet organe ; mais quelle que soit l'espèce ani- « male d'où ils proviennent, ils exercent leur action sur les « animaux d'autres espèces. » Telle est, nettement posée, la spécificité physiologique (nous ajouterons, morphogène) opposée à la spécificité zoologique.

Si nous envisageons le cas du testicule des Mammifères, nous y trouvons une troisième spécificité, d'ordre histologique ; elle a été mise en lumière par de nombreux auteurs, mais notamment par Bouin et Ancel. Voici en quoi elle consiste. Quand on examine, au microscope, une coupe de testicule de mammifère (rat, cobaye, porc, cheval) on découvre deux parties bien distinctes : d'une part des *canaux séminifères* où sont élaborés les éléments reproducteurs, d'autre part, *dans les espaces intermédiaires*, des *amas de cellules volumineuses*. Ces cellules sont orientées autour des vaisseaux sanguins ; elles sont le plus souvent chargées de produits de sécrétion : graisses, lipoïdes, pigments, cristalloïdes ; en un mot, elles ont tous les caractères auxquels les histologistes reconnaissent une glande à sécrétion interne. A ce parenchyme intertubulaire, on donne le nom de *glande interstitielle* ou encore *diastématique* (Bouin et Ancel) : *Cette glande tiendrait sous sa dépendance les caractères sexuels secondaires.*

En effet, la glande interstitielle se développe de bonne heure chez l'embryon et paraît présider à l'apparition des premiers caractères sexuels secondaires. D'autre part, Bouin et Ancel ont étudié les testicules d'animaux dits cryptorchides, animaux chez lesquels ces organes ne sont pas descendus dans les bourses : les cellules séminales ont disparu, mais les cellules intersti-

tielles sont intactes ; or les animaux cryptorchides, quoi qu'inféconds, possèdent, le plus souvent, les attributs de la virilité : instinct sexuel, tractus génital, etc.

Expérimentalement, on peut produire l'anomalie histologique du cryptorchide, c'est-à-dire amener la régression des canaux séminifères avec conservation du tissu interstitiel : il suffit de soumettre le testicule à l'action des rayons Röntgen [Bergonie et Tribondeau, Regaud et Blanc, Regaud et Dubreuil, etc.], ou encore de ligaturer les canaux déférents (Richon et Jeandelize, Bouin et Ancel), ou enfin d'injecter quelques gouttes d'une solution de chlorure de zinc dans l'épididyme (Bouin et Ancel). Dans tous ces cas, on provoque l'atrophie des cellules reproductrices, mais la glande interstitielle subsiste intégralement : ici encore, les animaux (rats, cobayes) conservent et leurs caractères sexuels secondaires et leur instinct sexuel. Enfin, dans ses expériences de transplantation, Steinach observe, sur le Rat, que les testicules transplantés présentent une simplification histologique analogue : au bout de quelque temps, les transplantations sous-cutanées ne présentent plus que des cellules interstitielles ; comme ces cellules ont fait apparaître chez le jeune castrat les caractères secondaires mâles, Steinach donne à la glande interstitielle le nom de *glande de puberté*.

Si la glande interstitielle préside ainsi à l'apparition des caractères sexuels secondaires, les extraits de glande interstitielle peuvent et doivent, toutes réserves faites, remplacer l'extrait de testicule normal. C'est ce qu'ont montré Bouin et Ancel en éprouvant sur le cobaye castré, l'effet des extraits provenant de testicules ectopiés de porc, de cheval, etc. : ils constatent que, sous l'influence de ces extraits, le squelette, les organes génitaux prennent les mêmes caractères que chez les mâles : les os cessent de s'allonger démesurément ; le pénis, la prostate, les vésicules séminales se développent et prennent leurs dimensions normales.

3° *Recherches personnelles.* — Nous nous sommes proposé de rechercher si cette spécificité pouvait être étendue jusqu'aux gallinacés et nous avons injecté à des chapons de l'extrait de glande interstitielle de porc. Les testicules proviennent de porcs cryptorchides ; la structure en est vérifiée au microscope, ce qui n'est pas superflu, les testicules ectopiés étant parfois formés de tissu conjonctif indifférencié. Voici les tableaux expérimentaux relatifs à

trois animaux chez lesquels les injections se sont montrées efficaces ; un quatrième est retenu à titre de témoin.

N° 26. — Coq race mélangée. Né le 31 avril 1910. Castré le 29 juillet 1910.

Reçoit à partir du 23 novembre 1910, trois injections par semaine d'extrait aqueux de glande interstitielle de porc cryptorchide. — Meurt accidentellement le 19 décembre, probablement à la suite de réactions anaphylactiques.

Date	Injection	Poids		Organes érectiles			Ergots	Plumage	Chant	Instincts
		En gr.	$\sqrt[3]{P}$	Crête	Barbillons	Aspect				
30 juillet.	»	980	99,3	45.20	25.20	pâle	0	poulet	0	0
3 octobre	»	1.247	107,3	40.20	25.20	»	2	»	»	»
23 novem.	↑	1.542	115,5	45.28	30.25	»	5	mâle	»	»
9 décem.	↑	1.725	120	50.35	30.30	sanglants	6	»	»	»
19 décem.	↓	1.620	117,4	56.37	32.30	»	7	»	»	»

Autopsie : aucun reste testiculaire, sauf un petit grain blanc de la grosseur d'une tête d'épingle et notoirement sans fonction.

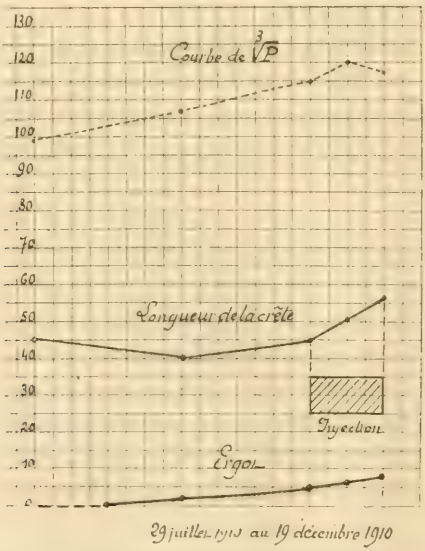


Fig. 49. — Injection d'extrait testiculaire ; graphique du castrat n° 26 : la crête se développe sous l'influence des injections.

N° 27. — Coq race mélangée. Né le 31 avril 1910. Castré le 31 octobre 1910.

Reçoit du 23 novembre 1910 au 15 juin 1911 deux, puis trois injections par semaine d'extrait testiculaire de porc cryptorchide. Injection : 1 gr. de parenchyme sec dans 10 cc. d'eau salée [1].

(Voir graph. fig. 50.)

Date	Injection	Poids		Organes érectiles			Ergots	Plumage	Chant	Instincts
		En gr.	$\frac{3}{\sqrt{P}}$	Crête	Barbillons	Aspect				
28 oct. 1910	»	1.237	106,5	55.28	30.25	pâle	0	»	0	0
23 novem.	↑	1.649	118	45.20	25.20	»	0	»	»	»
26 décem.		1.727	120	48.25	30.25	sanglants	0	mâle	»	»
19 jan. 1911		1.885	123,6	54.30	30.30	»	1	»	»	»
13 février.		2.164	128	72.42	40.45	»	2	»	»	»
20 mars. .		2.490	135	85.45	42.47	»	3	»	»	»
11 avril. .		2.444	134	90.54	49.59	»	5	»	»	»
15 mai . .		2 629	137,8	101.67	54.65	»	8	»	»	»
15 juin . .	↓	2.650	138	105.70	55.60	»	13	»	»	»
26 juin . .	»	2.643	138	96.60	50.60	»	15	»	»	»
20 juillet .	»	2.680	139	94.60	62.68	»	18	»	»	»
30 octobre	»	3.180	148	89.60	60 70	»	24	»	»	»

Autopsie le 30 octobre 1911.
Petit nodule blanc bourgeonnant, à gauche.
Graisse peu développée.

[1] L'animal a été photographié en mai 1911, quelques jours avant la cessation des injections. Le dessin de la fig. 52 (*a*) a été obtenu par décalque de la photographie. On remarquera que la tête est celle d'un coq normal : crête et barbillons très développés.

N° 28. — Coq Orpington noir. Castré le 4 décembre 1909.

Reçoit du 17 janvier au 23 mai 1910, 2 puis 3 injections par semaine d'extrait de glande interstitielle de porc cryptorchide. Injection : 1 gr. de parenchyme sec dans 10 cc. d'eau salée (1).

(Voir graph. fig. 51.)

Date	Injection	Poids		Organes érectiles			Ergots	Plumage	Chant	Instincts
		Engr.	[illegible]	Crête	Barbillons	Aspect				
17 jan. 1910		2.139	128	60.30	30.20	pâle	0	coq	0	0
31 janvier.		1.987	126	60.30	30.20	»	0	»	»	»
14 février.		2.264	130	66.35	31.30	»	0	»	»	»
28 février.		2.491	135	79.42	40.35	»	0	»	»	»
14 mars. .		2.689	139	85.45	45.35	sanglant		»	»	»
28 mars. .		2.740	140	86.48	45.35	»	non mesurés	»	ch.	»
11 avril. .		2.803	141	86.48	45.35	»		»	»	dev. bat.
25 avril. .		2.852	142	86.48	45.35	»		»	»	ins. mâle
9 mai . .		2.913	143	86.48	45.35	»		»	»	»
23 mai . .		3.017	144	86.48	45.35	»		»	»	»
18 juin . .	»	3.070	145	70.38	40.35	»		»	0	ins. disp.
30 juin . .	»	3.052	144.6	65.35	40.35	pâle		»	»	»
13 juillet .	»	3.122	146	62.30	35.30	»		»	»	»
7 août. .	»	2.997	144	60.30	36.21	»		»	»	»
4 octobre	»	3.220	147	60.28	20.20	»	15	»	»	»
30 oct. 1911	»	3.475		53.22	28.13	»	35	»	»	»

Autopsie le 31 octobre 1911.
Nodules conjonctifs ténus formés de fibres au milieu desquelles il n'y a aucune trace de tissu séminal ou de parenchyme interstitiel.
Graisse développée.

(1) L'animal a été photographié le 23 mai 1910, au moment de la cessation des injections (voir fig. 52 *b*) ; la crête (qui reste inférieure à la moyenne chez les coqs Orpington) est alors développée au maximum. La fig. 53 représente une photographie du même animal, à gauche, prise quelques mois après. — La régression est terminée et la crête ressemble à celle du castrat (à droite).

N° 29. — Coq Orpington noir. Témoin. Castré le 4 décembre 1909. — Non injecté.

(Voir graph. fig. 51.)

Date	Injection	Poids		Organes érectiles			Ergots	Plumage	Chant	Instincts
		En gr.	$\sqrt[3]{p}$	Crête	Barbillons	Aspect				
17 jan. 1910	Non injecté	1.766	121	35.15	»	farineux	0	coq	0	0
31 janvier.		1.668	118	35.15	»	»	»	»	»	»
14 février.		2.049	127	38.15	»	»	»	»	»	»
28 février.		2.291	132	40.15	»	»	»	»	»	»
14 mars. .		2.406	134	45.15	15.10	»	non mesurés	»	»	»
28 mars. .		2.341	133	48.20	15.10	»		»	»	»
11 avril. .		2.573	137	50.25	15.10	»		»	»	»
25 avril. .		2.672	139	50.25	»	»		»	»	»
9 mai . .		2.753	140	50.25	»	»		»	»	»
23 mai . .		2.745	140	50.25	15.10	»		»	»	»
18 juin . .		3.001	144	52.27	»	»		»	»	»
30 juin . .		2.840	141	55.28	20.10	»		»	»	»
13 juillet .		2.920	143	55.28	20.15	»		»	»	»
7 août . .		2.975	144	56.30	20.15	»		»	»	»
4 octobre		3.290	148.7	58.30	20.15	»	12	»	»	»
30 oct. 1911		3.350	149	60.26	10.12	»	34	»	»	»

Autopsié le 30 octobre 1911.
Nodule de la grosseur d'un plomb de chasse.
Graisse interne développée.

4° *Discussion.* — L'injection a produit chez les trois animaux un effet positif. Chez le n° 26, elle a provoqué un changement dans la croissance de la crête, dont l'allongement s'est particulièrement accentué (fig. 49). La courbe de cet organe est nettement hétérogonique, ce qui indique une croissance conditionnée.

Chez le n° 27, la série des injections est commencée au moment où la crête subit une diminution consécutive à la castration. Sous l'influence de l'extrait de glande interstitielle, la crête a immédiatement augmenté ; la courbe de son allongement rappelle ce que nous avons observé chez les coqs normaux ou les porteurs de transplantations. Cependant, le tracé (fig. 50) est un peu plus étalé, l'allongement s'étant continué pendant six mois. Faut-il y voir un effet dû aux injections elles-mêmes ou bien

une simple variation individuelle : nous penchons pour la seconde manière de voir.

Le cas de l'animal n° 28 est plus probant et plus complet. De janvier à mai 1910, l'injection d'extrait d'interstitielle a produit une croissance rapide de la crête ; celle-ci a atteint en deux mois sa longueur maximum (fig. 51). La continuation des injections a permis de maintenir ce maximum ; mais dès la cessation des injections, la crête diminue immédiatement et reprend au bout de quel-

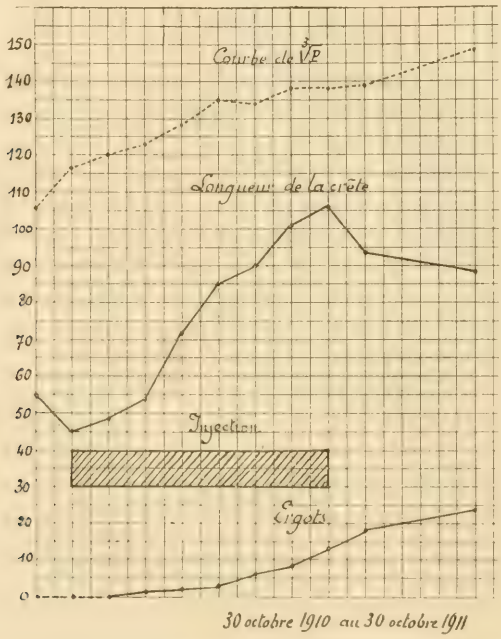


Fig. 50. — Graphique du n° 27, même observation. En outre, la crête diminue dès la cessation des injections.

ques semaines sa valeur primitive. Remarquons, en passant, que la courbe de la régression est encore une parabole, ce qui vérifie une fois de plus nos précédentes inductions. — Les modifications psychiques corrélatives ne sont pas moins intéressantes : au début, l'animal est un véritable chapon, pacifique et dédaigné par ses congénères entiers ; peu à peu, il acquiert les instincts batailleurs du mâle ; le chant apparaît et nous assistons à une véritable crise de puberté. Tout cet ensemble disparaît une dizaine de jours après la cessation des injections.

5° *Conclusion.* — En définitive l'injection d'extrait testiculaire de glandes interstitielles de porc peut produire, chez le coq castré, la réapparition momentanée des caractères sexuels secondaires,

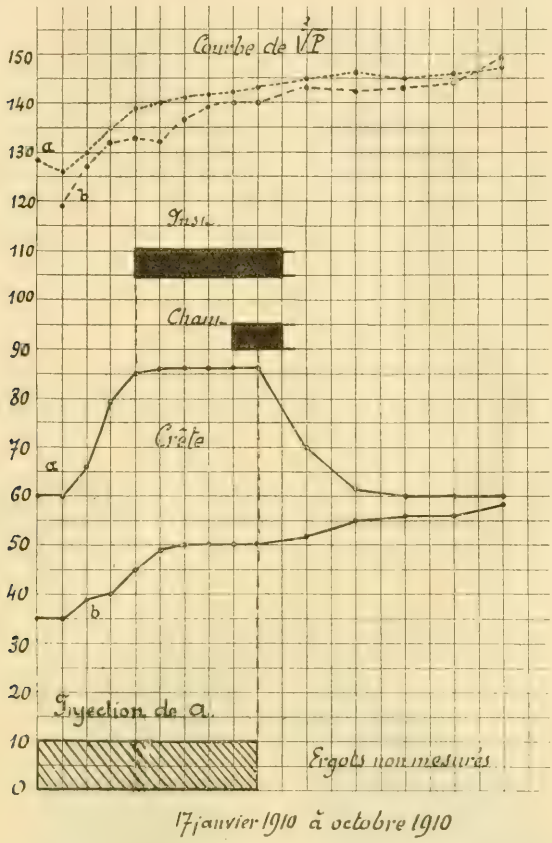


Fig. 51. — Graphique relatif au castrat injecté n° 28 (noté *a*) et au castrat témoin n° 29 (noté *b*), la crête s'est développée chez le n° 28, sous l'influence des injections; elle régresse dès la cessation des injections : la régression suit une courbe parabolique. Chez le témoin, la croissance de la crête est nettement isogonique.

morphologiques ou psychiques supprimés par la castration. La glande interstitielle apparaît ainsi comme le substratum d'une harmozone dont l'action morphogène est générale, en dehors de toute spécificité zoologique.

III. Remarques histologiques. — 1° *Opinions contradictoires.* — Peut-on étendre aux oiseaux la dualité histologique du testicule des Mammifères établie nettement par Bouin et Ancel?

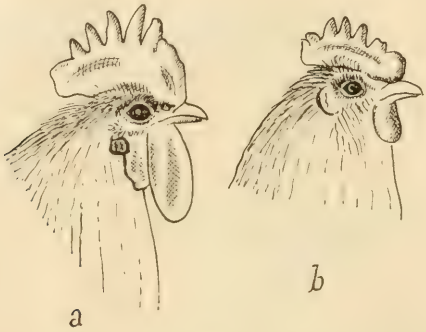


Fig. 52. — Têtes des coqs nos 27 et 28 à la fin de la période des injections, à gauche, no 27 (mai 1911), à droite, no 28 (25 mai 1910), les deux animaux ont l'aspect de mâles normaux.

Nous trouvons, à ce sujet, deux opinions contradictoires.

Loisel a montré que, chez le moineau et le foudi, la sécrétion interne du testicule est produite par les éléments inclus dans les

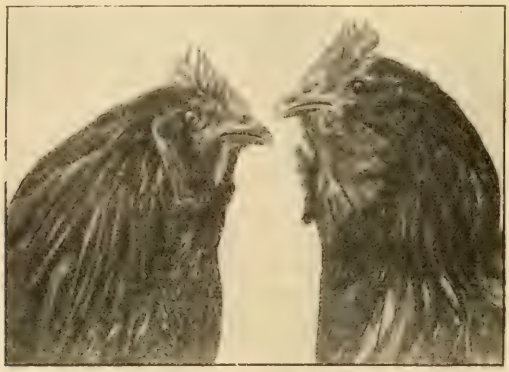


Fig. 53. — Photographie des nos 28 et 29 prise en octobre 1910, à gauche, no 28, à droite, no 29 ; le no 28 a repris l'aspect d'un castrat.

canaux séminifères (cellules germinatives et cellules de Sertoli). Les *cellules germinatives* notamment élaborent en abondance des substances analogues à des graisses ; il n'y a pas trace d'acti-

vité glandulaire dans les espaces intertubulaires. « Faible ou « nulle en dehors de l'époque des amours, cette fonction prend « une activité particulière au début de cette époque. Elle retire « alors du sang une quantité énorme de graisse, l'élabore dans « les cellules du testicule, et la transforme en un autre produit « dont la présence est reconnue par les effets. C'est sans aucun « doute ce produit qui, distribué dans tout le corps..... détermine « une activité particulière de l'organisme mâle ».

D'autre part, F. des Cilleuls a suivi, chez le coq, l'évolution du testicule, dans ses rapports avec les caractères sexuels secondaires. Il constate que chez le poulet très jeune (8 jours) le testicule est constitué par du tissu conjonctif formé de cellules mésenchymateuses serrées et de fibres « délicates » au milieu desquelles on aperçoit des cordons sexuels pleins avec grandes et petites cellules. Un peu plus tard, les cordons sexuels se transforment en tubes séminifères embryonnaires. A l'approche du deuxième mois, le parenchyme intertubulaire se modifie : il forme, dans les carrefours interstitiels des amas polyédriques qui se mettent en connexion avec les vaisseaux sanguins, ou bien se disposent en longues travées régulières. Vers le deuxième mois, le testicule entre en préspermatogenèse.

De cette hypertrophie du tissu interstitiel précédant la puberté, des Cilleuls conclut que *la glande interstitielle détermine chez le coq l'apparition des caractères sexuels secondaires.*

*
* *

2° *Etude histologique sommaire.* — Nous avons suivi personnellement l'évolution du testicule chez le coq et nous ne pouvons que confirmer les faits d'ordre histologique publiés par F. des Cilleuls.

a) *Poulet de 12 jours.* — Testicule très petit : long. : 2 mm. Diam. : 1 mm.

Albuginée formée de fibres conjonctives avec noyaux minces et aplatis.

Tissu conjonctif abondant autour des tubes séminifères, qui sont éloignés l'un de l'autre. Contre les canalicules : rangées de cellules à noyau allongé, constituant des systèmes péritubulaires. Dans les carrefours, cellules interstitielles à noyau irrégulier, plus ou moins étoilé, et à cytoplasme vacuolaire. Pas de pigment.

Canaux séminifères à paroi très mince et renfermant de grandes et et petites cellules.

b) *Poulet de 24 jours.* — Testicule : long. : 3 mm. Diam. 1 mm. 1/2.

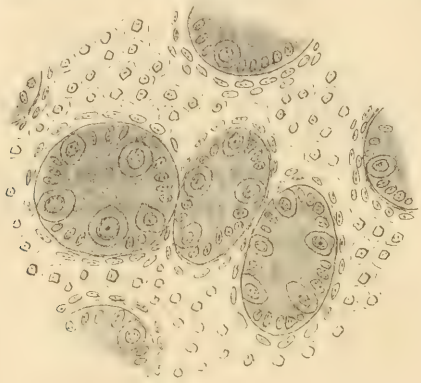


Fig. 54. — Testicule du poulet de 24 jours. Canaux séminifères à structure embryonnaire : grandes et petites cellules. Tissu interstitiel abondant.

Structure semblable à la précédente (fig. 54). Il y a augmentation parallèle et du tissu interstitiel et de l'épithélium séminal. La paroi du tube séminifère est plus épaisse. Pas de pigment.

c) *Poulet de 2 mois 1/2.* — Testicule : long. : 8 mm. Diam. : 4 mm.

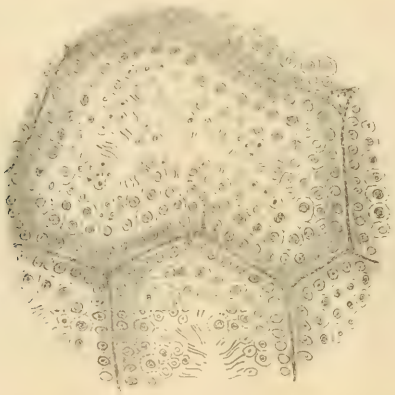


Fig. 55. — Testicule d'un coq de 8 mois. Canaux séminifères en spermatogenèse. Tissu interstitiel à peu près nul.

L'augmentation de volume est produite par le développement des canaux séminifères qui entrent en préspermatogenèse. Ils sont devenus contigus et ont refoulé le tissu interstitiel dans les carrefours intertubulaires. Sur les

coupes, le tissu interstitiel paraît beaucoup moins abondant ; cela peut n'être qu'une apparence, due à ce qu'il n'a pas évolué parallèlement au tissu séminal.

De ces faits, il ressort nettement que le développement de la glande interstitielle précède la spermatogenèse ; mais on ne peut encore conclure que cette glande conditionne les caractères sexuels secondaires du coq. Dans nos expériences de castration

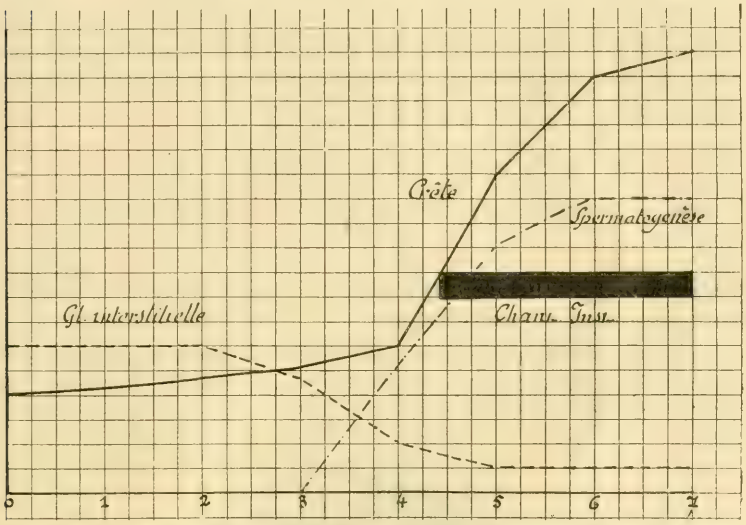


Fig. 56. — Evolution comparée de la glande interstitielle, de la glande séminale, de la crête et des instincs sexuels.

postpubérale, nous avons établi que l'harmozone testiculaire doit être déversée d'une façon constante dans le sang pour que soient maintenus, et l'instinct sexuel, et le chant, et les organes érectiles. Il est nécessaire, en conséquence, de rechercher si le tissu interstitiel persiste durant l'activité sexuelle.

d) *Coq de 3 mois 1/2.* — Test. : 12 mm. × 6 mm. Canaux séminifères plus gros : la spermatogenèse a commencé par contre, les cellules interstitielles ont diminué et occupent des espaces très réduits dans les carrefours intertubulaires.

e) *Coq de 8 mois.* — Test. : 15 mm. × 8 mm. La spermatogenèse continue ; les cellules interstitielles ont presque totalement disparu (fig. 55).

Sur un même graphique, où les temps sont comptés sur la

ligne horizontale, traçons des ordonnées figurant la quantité relative d'interstitielle, la quantité de spermatocytes et la longueur de la crête ; indiquons en outre le moment moyen de l'apparition du chant et de l'instinct sexuel (fig. 56). Ce graphique témoigne de toute évidence que la croissance sexuelle de la crête et les instincts mâles apparaissent à un moment où il n'y a presque plus de tissu interstitiel, et qu'ils se maintiennent en l'absence de ce tissu. Nous ne pouvons donc admettre que le tissu interstitiel tient directement sous sa dépendance les caractères sexuels secondaires du coq. La relation paraît plus nette, par contre, en ce qui concerne la dépendance de la spermatogenèse vis-à-vis de la glande interstitielle.

B. — *Faisan argenté. Euplocomus nycthemerus.*

Nous avons pu observer des testicules de faisan argenté à différents stades à partir du 8e mois.

a) *Mars.* — La mue n'est pas encore commencée, on constate que le testicule est très petit et entouré d'une albuginée foncée (fig. 57). Au microscope,

Fig. 57. — Testicule du faisan argenté jeune : canaux séminifères embryonnaires (formé surtout par un épithélium sertolien). Parenchyme interstitiel abondant entre les canaux. Pigment brun abondant (représenté en noir).

on observe deux parties : un tissu interstitiel abondant et bien caractérisé, dans lequel sont noyés des canaux séminifères.

Les canaux séminifères sont constitués par un épithélium sertolien ; la lumière des canaux est remplie par une substance épaisse, colorable à l'éosine.

Cellules interstitielles nombreuses dans les carrefours intertubulaires comme à la périphérie des tubes séminifères. Elles sont formées d'un cytoplasme vacuolisé (par dissolution des graisses) et d'un noyau irrégulier. De place en place, il y a des traînées de pigment : ce sont des mottes foncées, se résolvant, à la périphérie, en une foule de grains bruns très fins. La coloration brune est une coloration propre et non artificielle. Nous voyons, dans ce pigment, une formation analogue aux granulations xanthiques, que Bouin et Angel ont décrites dans le testicule ectopique du cheval. Ces granulations ne pénètrent pas dans le canal séminifère.

b) *Mai.* — En mai, pendant la mue, le testicule est en préspermatogenèse. Les canaux séminifères ont beaucoup augmenté, comme chez le coq, mais le tissu interstitiel paraît être en régression. Le pigment existe encore, accolé aux canaux séminifères.

c) *Juin.* — Vers la fin de la mue, le tissu interstitiel a presque totalement disparu. Nous n'en trouvons plus que dans les carrefours intertubulaires; il forme des plages à grosses vacuoles et à noyaux très rapprochés. Il y a encore un peu de pigment. C'est le moment de l'activité sexuelle.

d) *Octobre.* — La mue est terminée depuis longtemps, mais l'animal ne manifeste pas d'instincts sexuels. Les canaux séminifères sont accolés et ne laissent que peu de tissu interstitiel : celui-ci est très réduit et constitué par des cellules vacuolisées à noyau arrondi. Peu de pigment.

C. — *Faisan doré. Thaumalea picta*

Il n'est pas sans intérêt de rappeler ici que les jeunes faisans dorés mâles, nés en été, subissent, en automne, une première mue assez terne. La mue définitive, durant laquelle ils acquièrent leur magnifique plumage mâle, commence au mois d'avril suivant et dure plusieurs mois ; l'instinct sexuel apparaît avant la fin de cette mue définitive. Il était intéressant de rechercher l'évolution du testicule, en rapport avec ces différentes transformations. Nous n'avons pas observé de glandes génitales aussi infantiles que dans le cas du faisan argenté ; par contre, nous avons pu observer des testicules en spermatogenèse.

a) *Février.* — La mue n'est pas commencée. Le testicule est entouré par une albuginée assez épaisse, riche en pigment, (fig. 58) ce qui lui donne une teinte noire visible à l'œil nu.

Tissu interstitiel développé, formé de cellules allongées, développées entre les canaux séminifères et dans les carrefours intertubulaires. Ces cellules présentent des vacuoles, auparavant remplies de graisses. De place en place on

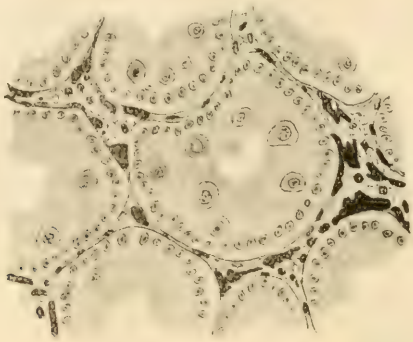


Fig. 58. — Testicule du faisan doré jeune avant la mue vraie (février). Entre les canaux séminifères, on aperçoit du tissu interstitiel formé de cellules très vacuolisées (par dissolution des graisses). Ce tissu est principalement développé aux carrefours intertubulaires. Il renferme des mottes de pigment brun très abondant.

aperçoit des traînées importantes de pigment jaune brun ; principalement contre la paroi du canal séminifère à l'extérieur. Chaque traînée se résout en fines granulations brunes.

Fig. 59. — Testicule du faisan doré jeune au mois de mai suivant. Fin de la mue. Canaux séminifères en spermatogenèse. Tissu interstitiel absent.

Canaux séminifères entrant en préspermatogenèse : aucun pigment à l'intérieur du canal.

b) *Avril.* — La mue a commencé. La préspermatogenèse se termine. On peut noter une diminution du tissu interstitiel et du pigment.

c) *Juillet.* — La mue est terminée et l'animal manifeste de violents instincts sexuels. Le testicule est alors en spermatogenèse (fig. 59). Les canaux séminifères sont étroitement accolés et il n'y a plus de place pour le tissu interstitiel *qui a presque complètement disparu.* Çà et là, on aperçoit encore contre la paroi du canal séminifère quelques traces du pigment, mais il est beaucoup moins abondant qu'au stade précédent.

d) *Octobre.* — Plus d'activité sexuelle. Les canaux séminifères ont subi une régression et présentent les figures de préspermatogenèse (fig. 60). Aux

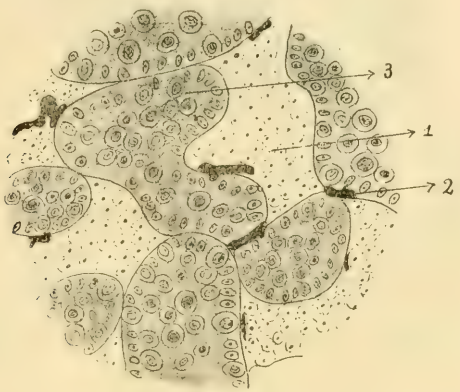


Fig. 60. — Testicule du faisan doré jeune au mois d'octobre suivant (période de repos sexuel). Les canaux séminifères (3) sont en préspermatogenèse. Le tissu interstitiel (1) est abondant et forme des plages claires plus ou moins polyédriques. Pigment peu abondant (2).

carrefours intertubulaires, on aperçoit de grandes plages de tissu interstitiel ; elles sont plus ou moins polygonales et bien isolées les unes des autres. Il y a peu de pigment xanthique dans ces plages ; néanmoins, on en trouve encore sur les bords des îlots, et de place en place, entre les canaux séminifères, en dehors même du tissu interstitiel.

e) *Janvier.* — Le testicule a encore diminué de grosseur et les canaux séminifères ont presque repris l'état embryonnaire (fig. 61). Tissu interstitiel dans les carrefours intertubulaires ; le cytoplasme est creusé de vacuoles sphériques préalablement occupées par des graisses labiles. Pigment assez abondant et disséminé au hasard en mottes plus ou moins arrondies.

3° *Discussion.* — L'évolution du testicule chez le faisan argenté et chez le faisan doré est plus démonstrative que celle du coq parce qu'elle est relative à des animaux à activité sexuelle pério-

dique. Chaque changement de période constitue une expérience naturelle où l'on peut analyser les rapports entre le tissu interstitiel et l'apparition ou la suppression de l'activité sexuelle. Il va

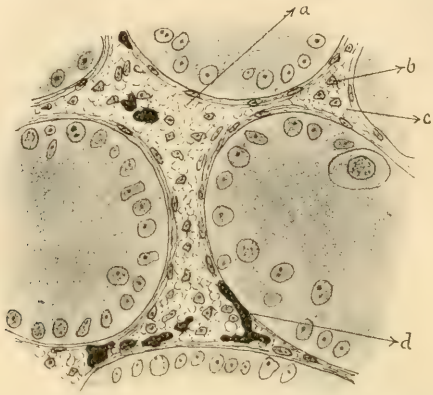


Fig. 61. — Testicule du faisan doré jeune au mois de janvier suivant. Canaux séminifères à structure embryonnaire. Tissu interstitiel (*a*) abondant, formé de cellules à cytoplasme vacuolisé (*c*) (dissolution des graisses) et de noyau (*b*) à contour irrégulier. Pigment assez abondant (*d*).

sans dire que les mues ont été retenues dans les indications précédentes à titre de repères ; mais elles ne nous intéressent pas,

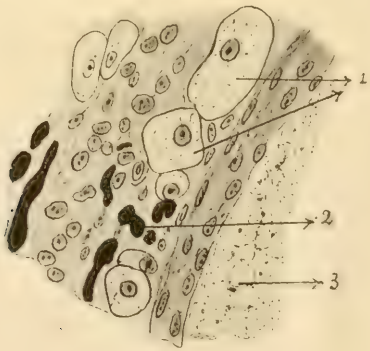


Fig. 62. — Coupe d'ovaire de faisane argentée jeune. 1. Cellules interstitielles. 2. Pigment. 3. Fragment d'ovule entouré de sa granulosa.

quant au fond même du sujet, étant donné que le plumage est indépendant du testicule total.

Dans les deux espèces étudiées, et principalement chez le faisan argenté, nous constatons que le tissu interstitiel est développé avant la puberté, mais qu'il disparaît presque totalement au moment de l'activité sexuelle ; ce résultat confirme celui que nous a fourni l'observation du coq domestique. Chez le faisan doré, nous constatons en outre, qu'au moment du repos sexuel, *la glande interstitielle reparaît, et avec un développement inaccoutumé*. Il y a ainsi *discordance* entre la présence de cette glande et celle de l'effet qu'on serait tenté de lui attribuer. Nous n'admettrons donc pas qu'elle conditionne directement l'activité sexuelle, chez les coqs et les faisans.

Deux autres faits viennent à l'appui de cette manière de voir : tout d'abord *la présence, dans l'ovaire de la faisane argentée, des mêmes mottes de pigment brun*, formées de fines granulations (fig. 62) ; on ne peut les considérer dès lors comme une sécrétion spécifique mâle ; ensuite l'*évolution même des nodules de transplantation* : ou bien, ils conservent leur structure comportant des canaux séminifères, ou bien ils régressent et se transforment en tissu conjonctif banal ; nous n'avons jamais observé nettement la transformation en tissu interstitiel, que Steinach a signalée chez le rat.

4° *Conclusion. — Chez les Oiseaux, la différenciation histo-physiologique du testicule n'est pas poussée aussi loin que chez les Mammifères.* Le tissu interstitiel est développé chez les oiseaux jeunes ; toutefois, il paraît être en rapport avec la spermatogenèse [1], mais non avec les caractères sexuels secondaires. La sécrétion interne du testicule serait, dans ce groupe, localisée dans les cellules germinatives ou les éléments de Sertoli, comme l'a montré G. Loisel.

[1] Ces conclusions sont conformes à celles que Champy a énoncées au sujet des Batraciens.

CHAPITRE VIII

VIRILISME EXPÉRIMENTAL

Historique de la question. — Cause du virilisme. — Cas de virilisme chez une poule et une faisane ordinaire. — Expériences personnelles : ovariotomie des poules : observations relatives aux poules ovariotomisées. — Résultats. — Les coqs Sebright. — La forme neutre. — Conditions de l'inversion sexuelle.

I. Position de la question. — Les résultats qui précèdent entraînent une nouvelle question : *de quoi dépendent ceux des caractères sexuels secondaires qui ne sont pas conditionnés par une sécrétion interne testiculaire.* Il s'agit en la circonstance du plumage (camail, lancettes, faucilles) et des ergots, qui ne sont en aucune façon affectés par la castration.

Sans doute, on pourrait objecter que, si précoce qu'ait été pratiquée la castration, elle a, dans tous les cas, été trop tardive ; que le testicule déverse de bonne heure, dans le sang, des substances dont l'action se ferait sentir à longue échéance. Il y aurait ainsi une impulsion une fois donnée, dont la castration aurait été impuissante à supprimer, ou même atténuer l'effet. La remarque a été faite par différents auteurs, notamment Caullery [1] : « l'intervention expérimentale n'a pu se produire « qu'à une époque tardive de la vie individuelle, avant laquelle « l'ébauche génitale, par l'action directe de ses hormones, « et par l'influence indirecte de celles-ci sur celles des autres « organes, a déjà pu produire un effet morphogène considérable « et définitif. Nous ne pouvons, en fait, supprimer l'ébauche « génitale dès son apparition réelle (dans le cas du coq, c'est à « un stade reculé de la vie dans l'œuf) ; et même au moment où « cette ébauche s'individualise, les tissus dont elle sort ont peut-« être, eux aussi, déjà orienté par les mêmes processus, l'orga-« nisme vers des formes qui ne peuvent plus être modifiées ».

Si cela était, la question se ramènerait, à la détermination

[1] Loc. cit. p. 130.

des caractères sexuels primaires et par conséquent du sexe : en tout cas, il serait impossible de la résoudre en agissant directement sur les glandes génitales elles-mêmes. En réalité, cette objection perd une partie de sa force si l'on se rapporte au processus de croissance du plumage du coq. En l'espèce, il ne s'agit pas d'un phénomène continu, mais d'une croissance discontinue, la mue étant l'occasion d'un renouvellement périodique. Si le testicule conditionne vraiment le plumage, son action a l'occasion de se renouveler lors de chaque mue. Mais alors, l'absence de testicules, au moment d'une mue, ne peut manquer d'influencer la croissance de la nouvelle parure et de la priver de ses caractéristiques mâles. Nous savons que tel n'est pas le cas.

On pourrait tout aussi bien supposer que le plumage et les ergots du coq sont sous la dépendance d'une glande endocrine, autre que le testicule ; celle-ci, lors de la puberté, évoluerait comme lui. Cela paraît peu probable.

En réalité, si paradoxal que la chose puisse paraître, ces caractères du plumage et des ergots sont des caractères dont la croissance est banale ; ils sont complètement indépendants du sexe ; autrement dit, ce sont *de simples caractères somatiques*. Ils ne peuvent manquer de se développer chez le mâle parce qu'ils font partie intégrante de la forme spécifique. S'ils ne se développent pas chez la poule, c'est parce qu'ils en sont empêchés par une cause à effet négatif, cause dont il s'agit maintenant de rechercher la localisation et le processus.

Rien de plus naturel que de songer immédiatement à une *influence de l'ovaire*. Cet organe, qui fonctionne également comme glande à sécrétion interne, peut-il arrêter chez la poule le développement du plumage mâle ? Dans ce cas, l'absence d'ovaire aurait une action positive intéressante ; elle provoquerait la masculinisation apparente de la poule.

Déjà la littérature scientifique nous fournit une foule d'exemples dans lesquels les caractères extérieurs du mâle se sont développés chez les femelles à la suite d'une régression de l'ovaire, mettant cet organe hors d'état d'exercer sa fonction. On a donné le nom général d'*arrhénoïdie* à la transformation apparente de la femelle en mâle : on emploie encore les termes de virilisme ou de masculisme.

*
* *

II. Historique. — 1° *Faits d'arrhénoïdie.* — Les faits d'arrhénoïdie sont connus depuis la plus haute antiquité. « Aristote « signale que, chez certains oiseaux, les vieilles femelles tendent « à prendre le chant du mâle et manifestent tous ses instincts ». Hippocrate observe que le masculisme peut se produire chez la femme : « Phœtusa, femme de Pythéas... ses règles disparurent « pendant un temps fort long... Bientôt après, son corps subit une « transformation masculine ; elle devint velue et barbue, tandis « que sa voix devint rude. Un fait semblable se produisit chez « Namyxia, femme de Gorgipus en Thaso » (1).

Même constatation chez les Romains ; ces faits n'échappent pas à Pline le naturaliste. D'ailleurs, au moment de la 2e guerre punique, l'on considère comme un mauvais présage, l'apparition de poules « changées en coqs ».

Plus près de nous, Vesale puis A. Paré signalent des faits de masculisme, mais il faut arriver au XIXe siècle pour trouver des études systématiques et des vues d'ensemble.

Hunter observe et décrit des femelles de Gallinacés (faisans, etc.) chez lesquelles apparaît le plumage du mâle. Dans ses *Essais de zoologie générale*, Is. Geoffroy Saint-Hilaire publie trois cas bien typiques qu'il a personnellement observés : il s'agit de trois poules faisanes d'espèce différente (faisan ordinaire, faisan argenté, faisan à collier) dont il a pu suivre la transformation à la Ménagerie du Museum d'histoire naturelle de Paris ; ces trois poules en vieillissant acquièrent peu à peu le plumage du mâle de leur espèce ; chez l'une d'elles la transformation a été complète. L'auteur constate toutefois que la croissance des ergots est moins rapide, que les ergots sont inégaux entre eux.

Al. Brandt, Gurney, O. Larcher ont publié des études d'ensemble de la question. Gurney a établi la liste de 26 espèces d'oiseaux chez lesquelles on a constaté des cas de virilisme.

(1) Cité d'après R. Blanchard. Le virilisme et l'inversion des caractères sexuels sont sous la dépendance des glandes génitales interstitielles. *Bull. Acad. Méd.* T. LXXVI. N° 29. Paris 1916.

Rapaces

Faucon émerillon (*Falco æsalon*).
Faucon cresserelle (*Tinnunculus alaudarius*).

Passereaux

Pie grièche (*Lanius collaris*, *L. vittatus*).
Rouge queue (*Ruticilla phœnicurus*).
Pinson (*Fringilla cœlebs*).
Bruant (*Emberiza Canneti*).
Linotte (*Linota cannabina*, *L. rufescens*).
Nectarinia asiatica.

Gallinacés

Poule domestique (*Gallus domesticus*).
Paon (*Pavo cristatus*).
Dindon (*Meleagris gallopavo*).
Faisan commun (*Phasianus colchicus*).
Faisan doré (*Thaumalea picta*).
Faisan argenté (*Euplocomus nycthemerus*).
Pucrasia nipalensis.
Coqs de bruyère (*Tetrao tetrix*, *T. urogallus*, *T. perdrix*).
Outarde (*Otis tarda*).

Palmipèdes

Canard domestique (*Anas domestica*).
Canard sauvage (*Anas boschas*).
Canard siffleur (*Mareca Penelope*).
Milouinan (*Fuligula marila*).
Harle (*Mergus serrator*).

2° *Observations récentes.* — Voici, au surplus, deux observations récentes, concernant des faits d'arrhénoïdie ; l'une est relative au faisan ordinaire, l'autre à la cresserelle.

a) *Faisan ordinaire.* — M. Poumailloux écrit, dans le *Chasseur français* :

« Un de mes amis et voisins, se livrant depuis longtemps à l'élevage du faisan, possède une poule faisane qui a déjà pondu et réussi plusieurs couvées. Ce qui a lieu de nous étonner c'est que cette année, cette faisane, de couleur gris-marron comme toutes les autres poules de son espèce, après avoir fait la ponte et la couvée de printemps 1913, vient de muer d'une façon anormale : le plumage gris marron de son corps est devenu plus doré et rougeâtre. Comme le coq, sa queue possède les longues plumes du mâle et son cou, un large collier d'un blanc immaculé surmonté du collier bleu du faisan commun : les yeux sont également entourés d'un cercle blanc ; les joues et la tête ont aussi les plumes d'un beau bleu ardoisé et si ces teintes n'étaient un peu moins vives que chez le coq, on se croirait en face d'un faisan mâle commun ».

b) *Cresserelle.* — Un de nos collègues, Peseux-Richard, qui a eu l'occasion de suivre l'évolution du plumage chez les Rapaces diurnes nous déclare, dans le même ordre d'idées :

« J'ai eu pendant 13 ans une nichée de cresserelles élevées par moi dans une demi-liberté, gardées ensuite dans une volière où je les nourrissais de viande de boucherie, de petits mammifères, de déchets de volaille et, très exceptionnellement, de menu gibier. La nichée se composait de deux mâles et d'une femelle. Celle-ci, dès la sortie du nid se distingua par sa taille sensiblement supérieure, et, dès la première mue, par une coloration différente, qui s'accentua aux mues suivantes. Le dessus de la tête, franchement roux, le dessous du corps, d'un blanc roussâtre et marqué de taches noires longitudinales ne réclamaient pas un examen bien attentif pour n'être pas confondus avec le gris cendré de la tête et du cou chez les mâles, le roux rosé de leur ventre, orné de taches noires de forme ovale.

Vers les dernières années, je remarquai un changement singulier dans la livrée de la femelle : changement peu perceptible dans les détails, affectant la tonalité générale du plumage et le rapprochant de celui des mâles. La couleur de la tête et du cou entr'autres, évoluait nettement vers le gris d'ardoise de ceux-ci. La transformation s'opérait graduellement, la ressemblance étant un peu plus grande lors de chaque mue, non à l'instant même de la mue, mais quelques jours après au moment où les plumes s'étaient de nouveau développées. La transformation ne m'ayant pas frappé, dès le début, je ne puis préciser à quel moment elle a commencé.

Obligé en raison des circonstances, de me défaire de mes cresserelles, je n'ai pu suivre, jusqu'au bout, cette curieuse métamorphose. »

3° *Etendue du phénomène.* — Dans tous ces cas, l'arrhénoïdie n'a pas toujours été complète. Chez les Gallinacés, qui nous occupent spécialement, elle peut intéresser, soit les organes érectiles (crête, barbillons, oreillons), soit le plumage, soit l'ergot, ou toutes combinaisons des trois catégories. Parfois, l'arrhénoïdie est acquise assez rapidement ; mais le plus souvent, elle est progressive ; d'abord faible, elle augmente par degrés, devenant de plus en plus intense au moment de chaque mue.

Parallèlement, il y a modification du chant et des instincts. Les femelles masculinisées imitent plus ou moins le cri des mâles : la paonne « chante le Paon » au lever du jour, tandis que la poule transformée émet avec plus ou moins de ressemblance le cri du coq. En ce qui concerne les instincts, les observations sont assez discordantes ; à côté de quelques cas où les instincts femelles sont conservés, il existe des cas où l'animal est devenu neutre, insensible vis-à-vis de l'un ou de l'autre sexe. Enfin on a observé des oiseaux chez lesquels s'est produite une inversion complète des instincts sexuels : l'animal transformé recherche les autres femelles et prend des habitudes agressives vis-à-vis de ses concurrents mâles.

4° *Cas des mammifères.* — L'arrhénoïdie a été signalée dans l'espèce humaine, comme il a été dit plus haut : elle se traduit par de l'hypertrichose, des modifications dans le tractus génital, une transformation de la voix, qui prend de la rudesse, un développement de la musculature. Selon A. Paré, les femmes ainsi transformées ou viragines sont « robustes, audacieuses, superbes » et ont la voix d'homme.

L'arrhénoïdie a été signalée de même chez les Cervidés et les Equidés : chez les Cervidés où les cornes constituent habituellement l'apanage exclusif des mâles (renne excepté), il se produit parfois des cornes chez les vieilles biches ou les vieilles chevrettes. Chez les Equidés, ce sont des caninès qui poussent chez les juments âgées. D'après R. Blanchard, les faits de virilisme seraient chez les autres Mammifères, beaucoup plus fréquents qu'on ne pense, mais ils passeraient communément inaperçus ; cela tiendrait à ce que les caractères sexuels secondaires y sont beaucoup moins nombreux et apparents que chez les Oiseaux ou les Cervidés.

III. Cause probable. — Quant à la cause même de l'arrhénoïdie, elle a été fort discutée. D'aucuns ont voulu voir dans l'hypofonctionnement de la capsule surrénale, l'explication du virilisme de la femme. Telle est l'opinion soutenue par le Dr Apert qui a passé en revue un certain nombre de cas, et les a trouvés en rapport avec des lésions de la capsule surrénale. Gallais émet la même opinion, tout en faisant intervenir l'appareil génital, mais l'action de celui-ci serait en réalité sous la dépendance des

surrénales. — Dans le même ordre d'idées, Tuffier publie, en 1914, l'observation relative à une femme « de 62 ans, remarquable « par le développement extraordinaire de son système pileux ; « l'examen des organes génitaux externes montre une hypertro- « phie du clitoris, qui mesure environ 4 cm. Tous ces accidents « morphologiques se sont développés à la ménopause ». Cette femme subit une laparotomie ; Tuffier constate des lésions des surrénales. Mais l'ovaire droit est atrophié tandis que l'ovaire gauche est le siège d'une tumeur grosse comme une noix.

Dans ce dernier cas tout au moins, il nous semble bien que la cause du virilisme doit être attribuée à l'abolition de la fonction ovarienne. — C'est, au fond, l'opinion qui semble prévaloir, concernant l'arrhénoïdie chez les animaux : il a été reconnu en effet que les biches à ovaires malades acquéraient des cornillons, généralement anormaux. Korschelt a décrit une poule à plumage de coq et armée d'ergots : elle présente, à l'autopsie, un sarcome de l'ovaire. Yarrel signale le cas d'une faisane à apparence de mâle (mais dépourvue d'éperons) ; il constate chez elle une disposition de l'ovaire qu'il considère comme pathologique.

Le plus souvent la suppression fonctionnelle de l'ovaire se produit graduellement, par le vieillissement, l'âge déterminant une involution de l'organe équivalant à une castration (castration par sénilité). C'est la raison pour laquelle l'arrhénoïdie paraît se produire principalement chez les vieilles femelles en dehors de toute cause pathologique. Certains auteurs dont Butter admettent même que l'arrhénoïdie serait un fait habituel si on laissait vieillir les oiseaux. On ne l'observe pas plus communément parce que la plupart meurent accidentellement avant d'avoir atteint un âge avancé ; du reste, ceux que l'homme protège comme les oiseaux de luxe de nos volières (faisans, paons, etc.), peuvent vieillir en sécurité et manifestent en plus grand nombre le phénomène d'inversion sexuelle.

IV. Observations personnelles. — Nos recherches personnelles ont tout d'abord consisté à observer quelques cas naturels d'arrhénoïdie et à vérifier si possible, par l'autopsie, la cause probable du phénomène. Nous avons porté notre attention : 1° Sur les animaux réunis à l'occasion d'expositions ; 2° sur une poule masculinisée dont on nous avait signalé l'aspect et que nous

avons pu nous procurer; 3° sur un coquard qui a été mis à notre disposition par le parc d'Armainvilliers.

1° *Poules à ergots.* — Nous avons examiné à maintes reprises, les différents lots de poules exposées à Paris à l'occasion du con-

Fig. 63. — Photographie d'une poule gynandromorphe. Crête de coq. Ergots très développés et arrondis.

cours général agricole. Nous avons trouvé des ergots chez les poules de race Combattant du Nord ; chez quelques poules de races Crèvecœur et Houdan. Mais le phénomène reste tout à fait exceptionnel et, dans tous ces cas, le plumage est nettement un plumage de poule. Notons qu'il s'agit ici d'échantillons de concours, engraissés avec un soin particulier et chez lesquels la ponte est réduite au minimum, grâce à l'isolement. Les éleveurs nous déclarent que la présence de l'ergot est un

mauvais signe en ce qui concerne la ponte, ce qui semble relier l'apparition de l'ergot à une insuffisance ovarienne.

2° *Poule masculinisée.* — a) *Description.* — En juin 1914, nous recevons de M. Leluc, meunier à Doumely-Bégny (Ardennes), une poule de race Leghorn blanc présentant des caractères mâles très nets (fig. 63). La tête est coiffée d'une crête développée (82 × 57), épaisse et sanglante, semblable à une crête de coq : les ergots sont longs (30 mm.), recourbés et pointus ; le plumage toutefois est celui d'une poule. — L'éleveur nous signale que la bête a toujours manifesté une tendance à fuir la compagnie des autres poules et à s'isoler. Jamais elle n'a pondu ; mais il lui est arrivé, par contre, de montrer des instincts de couveuse. Elle conduit volontiers les groupes de poussins et les appelle avec un cri spécial pour leur distribuer la nourriture ; ce cri est un peu différent de celui de la poule, mais il n'est pas celui du coq. En somme, au point de vue des mœurs, l'animal se comporte comme un véritable chapon.

A l'autopsie, nous trouvons l'ovaire en place ; mais il ne ressemble pas à un ovaire normal : aucun ovule en évolution et plus ou moins prêt à se détacher. C'est une bandelette longitudinale, formée en apparence de petits grains durs et blancs. — L'oviducte est peu développé. — Le foie est brun et son poids est de 22 gr. Il y a, dans la cavité abdominale, une quantité considérable de graisse : nous en détachons 95 gr. dans la région postérieure, ce qui est comparable à ce que nous avons observé chez les chapons.

En définitive, l'animal présente un singulier mélange de caractères mâles, femelles et neutres [1].

b) *Etude histologique de l'ovaire.* — L'ovaire est détaché et fixé au formol picro-acétique. Les coupes sont colorées par le procédé de Masson.

[1] Ce cas est à rapprocher de celui qui a été observé par S.-S. Shattock et C.-G. Seligmann. Un poulet de deux ans à peu près présentait une combinaison des caractères extérieurs des deux sexes : crête et ergots des mâles, plumage de poule, aucun penchant sexuel.

A l'autopsie, l'animal présente deux oviductes et deux glandes sexuelles : l'oviducte gauche est pleinement développé ; le droit est hypoplastique — L'une des glandes génitales présente la structure tubulaire du testicule, mais en état de non fonctionnement ; il renferme en outre un œuf précoce ; la glande symétrique est beaucoup plus petite, mais elle présente des spermatozoïdes dans certains des tubuli. Il y a ainsi bisexualité.

Vu au microscope, il est très différent de l'ovaire d'oiseau. Aucun follicule en voie d'évolution : par contre, un épithélium ovarique entourant tissu conjonctif avec boyaux germinatifs (cordons de VALENTIN-PFLÜGER). L'ovaire a donc une structure nettement embryonnaire (fig. 64).

3° *Faisane masculinisée* (*Phasianus colchicus*). — Il s'agit d'un coquard qui nous a été envoyé par le parc d'Armanvilliers en même temps que les trois sujets précédemment décrits. Comme

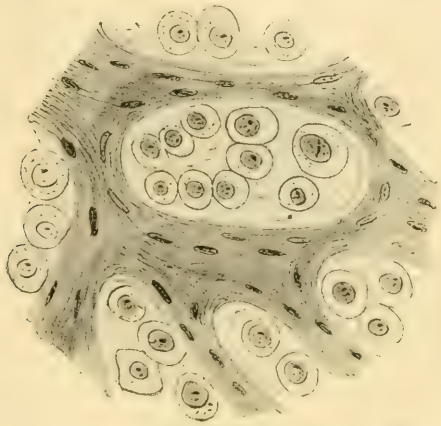


Fig. 64. — Coupe de l'ovaire d'une poule gynandromorphe. Tissu conjonctif, formé de fibres renfermant noyaux aplatis. De place en place, amas de cellules claires, à noyau arrondi, analogues aux cellules des boyaux germinatifs.

l'autopsie de l'animal révèle la présence d'une glande femelle, nous considérons ce cas comme un exemple d'arrhénoïdie, ce qui nous conduit à l'étudier ici.

a) *Description.* — L'animal est de grosseur normale : la tête a la couleur émeraude que l'on constate chez le mâle, mais de place en place, on trouve quelques plumes grises (pl. I, en bas). Il n'y a pas de joues. Au bas de la garniture verte de la tête, on remarque un collier de plumes blanches, comme chez le mâle. Le plumage de la gorge présente de belles teintes cuivrées. La région lombaire est couverte de plumes grises sans nuance verte ; sous le ventre, on remarque un mélange de plumes grises et de plumes noires.

Il n'y a pas trace d'ergots.

A l'autopsie, nous constatons que l'animal présente un ovaire impair en apparence normal ; sa forme est celle d'une bandelette longue de 15 mm. environ, largement insérée. — Le foie est de couleur rouge ; l'adiposité est moyenne.

b) *Etude histologique de l'ovaire.* — L'ovaire est prélevé immédiatement et fixé au formol picro-acétique, puis coloré à l'hémalun-éosine-aurantia. Vu au microscope, il présente des plages d'aspect varié où, *à priori*, rien ne semble déceler une structure de glande génitale. C'est une masse de tissu conjonctif

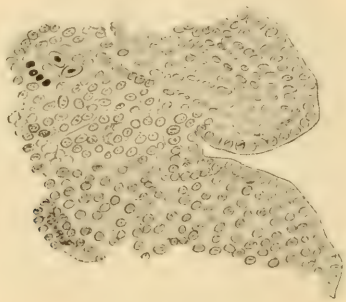


Fig. 65. — Coupe de l'ovaire d'une faisane gynandromorphe : ébauche génitale indifférenciée.

embryonnaire (fig. 65) ; toutefois, on distingue, en certains endroits, une ébauche germinative indifférente, assez semblable à celle de l'embryon de poulet vers le quatrième jour, à un moment où il est impossible de distinguer morphologiquement le sexe. En somme, l'animal possède une glande sexuelle indifférenciée à aspect extérieur d'ovaire.

V. Ovariotomie de la poule. — 1° *Généralités.* — Il semble résulter de tout ceci, que si les ergots ne se développent pas chez la poule, cela tient à l'influence de l'ovaire qui exerce une action empêchante. Pour le démontrer d'une façon définitive, nous avons pratiqué l'ovariotomie chez les poules jeunes. En même temps que nous, Goodale, en Amérique, a ovariotomisé des canes d'abord, puis des poules. Ses travaux relatifs à la poule ont paru en 1913. Nos premiers résultats ont également été

signalés en 1913, dans le Rapport sur les Travaux de la Station Physiologique du Collège de France (décembre 1913).

L'ovariotomie a pu être réussie sur plusieurs sujets. Il est recommandé de ne la pratiquer que sur des poules jeunes, chez lesquelles l'ovaire est encore petit et ne présente pas d'œufs mûrs; chez les poules âgées, il se produirait fatalement, en raison de la riche vascularisation des œufs, des hémorragies fatales à l'animal.

Le mode opératoire est semblable à celui que nous avons employé dans la castration du coq. La poule est couchée sur le côté droit, solidement attachée, puis anesthésiée à l'éther. Une fente de 3 centimètres de longueur environ est pratiquée dans le dernier espace intercostal. Par cette fente, on accède à l'ovaire après avoir fendu la double paroi du sac aérien abdominal. A l'aide d'une pince à mors fenêtrés plus fins que pour le testicule, on détache l'ovaire bribe par bribe : à chaque fois, on donne une légère torsion afin d'empêcher l'hémorragie. L'opération est terminée quand l'endroit où est inséré l'ovaire est bien lisse (ce que l'on reconnaît aisément). L'incision est ensuite suturée.

2° *Observations.* — Nos expériences ont porté sur deux séries d'animaux, la première série est constituée par des poules de race mélangée, élevées à la Station Physiologique en 1913, et descendant de poules normales, sans ergots. La deuxième série portait sur des sujets de race Faverolles ; l'opération ayant eu lieu en juillet 1914, nous n'avons pu, en raison de la mobilisation, suivre ces animaux ; nous indiquerons seulement les résultats de la première série.

N° 1. — Race ordinaire. Tête huppée. Pas de poules à ergots parmi les ancêtres immédiats. Elevage de la Station. Née le 10 mai 1913. Ovariotomisée le 1er juillet.

Au moment de l'opération
- Crête nulle.
- Plumage de poulette.
- Pas d'ergots.
- Ovaire développé, mais non fonctionnel.

(Voir graph. fig. 66)

Date	Poids		Crête		Plumage	Ergots	Instincts
	En gr.	$\sqrt[3]{P}$	Long.	Aspect			
1er juillet .	724	90	»	Assez rouge	poulette	0	0
23 octobre .	1.853	123	50.34	id.	cam.	2	»
6 novemb..	1 962	125,1	62.40	id.	id.	4	»
28 novemb..	2.003	126,5	64.45	id.	id.	6	»
11 décemb..	1.898	123.7	62.42	id.	id.	6	»
25 décemb .	2.050	127	62.43	farin	id.	8	»
15 janvier .	2.242	131	67.46	id.	id.	8	»

Morte le 21 janvier. Congestion causée par le froid.
Pas de reste d'ovaire.

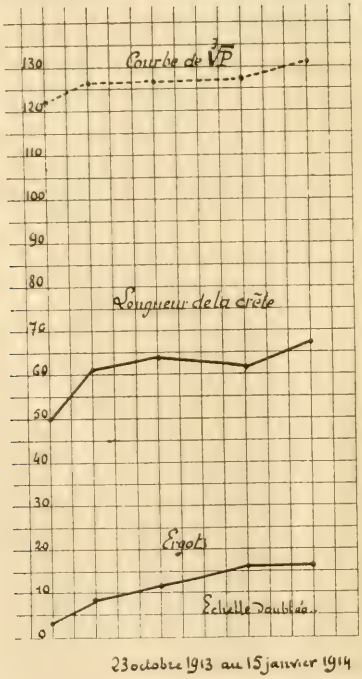


Fig. 66. — Graphique de la poule n° 1 : développement des ergots.

N° 2. — Race beauceronne (plumage blanc) même couvée que la précédente. — Ovariotomisée le 13 octobre. — Ovaire développé mais non fonctionnel, formant bande longitudinale mince de 18mm de longueur sur 8mm de largeur. Crête et barbillons non développés. Pas d'ergots. Poids de l'animal le jour de l'opération : 589 gr.

Nous ne constatons en janvier aucune croissance des ergots : l'ovariotomie est vérifiée ; nous observons *in situ* une bribe d'ovaire ayant échappé à l'opération primitive. Cette bribe est enlevée le 8 janvier.

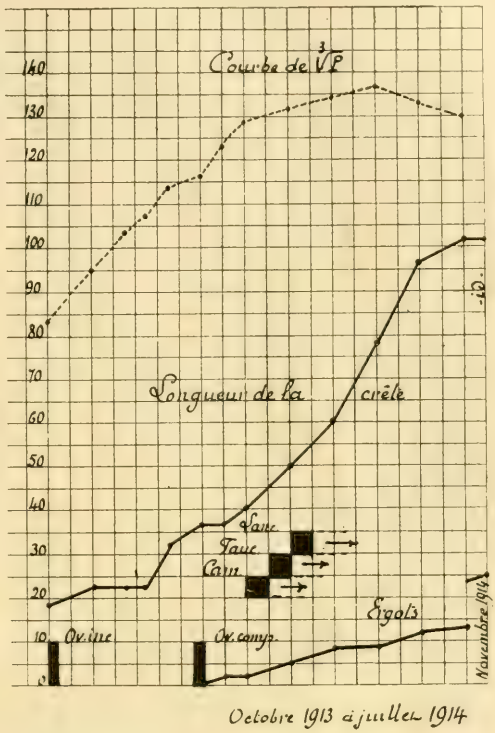


Fig. 67. — Graphique de la poule n° 2 : développement des ergots ; poussée du plumage mâle.

Date	Poids		Crête		Plumage	Ergots	Instincts
	En gr.	$\sqrt[3]{P}$	Long.	Aspect			
13 octobre .	589	83,8	18.3	»	poulette	0	nuls
23 octobre .	632	89	20.5	farineux	id.	0	nuls
6 novemb..	839	94,5	23.7	id.	id.	0	nuls
28 novemb..	1.081	103	23.7	id.	id.	0	nuls
11 décemb..	1.185	105,5	23.7	id.	id.	cic	nuls
25 décemb..	1.441	113	32.11	id.	id.	cic	nuls
15 janvier .	1.525	115	36.18	id.	poule	cic	pas d'instincts
29 janvier .	1.875	123	36.18	id.	poule	2	id.
12 février. .	2.093	127,9	38.18	id.	en évolution	2	id.
26 février. .	2.249	131	43.20	id.	id.	4	id.
12 mars . .	2.258	131,2	50.22	rouge	cam. fauc. coq	5	id.
9 avril. . .	2.416	134,1	60.27	rouge	plumage coq	8	id.
7 mai . . .	2 548	136.7	78.42	rouge érect.	id.	9	battue par coq témoin
4 juin. . .	2.350	133	95.53	id.	pl. coq comp. en mue	12	id.
2 juillet . .	2.194	129,9	102.60	id.	id.	13	id.

A l'autopsie, aucun reste d'ovaire.

N° 3. — Race beauceronne (plumage blanc) même couvée. Ovariotomisée le 9 décembre Ovaire développé mais non fonctionnel ; mêmes dimensions que dans les cas précédents. — Crête et barbillons non développés. Pas d'ergots. — Poids de l'animal au moment de l'opération : 1.260 gr.

(Voir graph. fig. 68.)

	Poids		Longueur de la crête	Ergots	Observations	
	Engr.	$\sqrt[3]{P}$			Plumage	Instincts
23 octobre. . .	777	92	15	0	poulette	nuls
6 novembre .	957	98,5	18	0	»	nuls
28 novembre .	1.195	105	22	0	»	nuls
11 décembre .	1.267	107	25	0	»	nuls
25 décembre. .	1.381	111	25	2	»	nuls
15 janvier 1914.	1.557	116	27	3	»	nuls
29 janvier . . .	1.568	116	30	5	»	nuls
12 février . . .	1.564	116	30	5	en évolut. : prend pl. ♂	n. coc. p. autres coqs
26 février . . .	1.646	118,1	30	7	prend camail et fauc.	id.
12 mars. . . .	1.588	116,7	30	10	cam. lanc. fauc.	id.
9 avril	1.616	117,3	32	12	coq	id.
7 mai	1.635	117,7	34	14	coq (maintien)	id.
4 juin	1.218	106,8	35	15	id.	id.
2 juillet . . .	1.074	102,5	37	16	id.	id.
24 novembre .	—	—	50.15	25	id.	id.

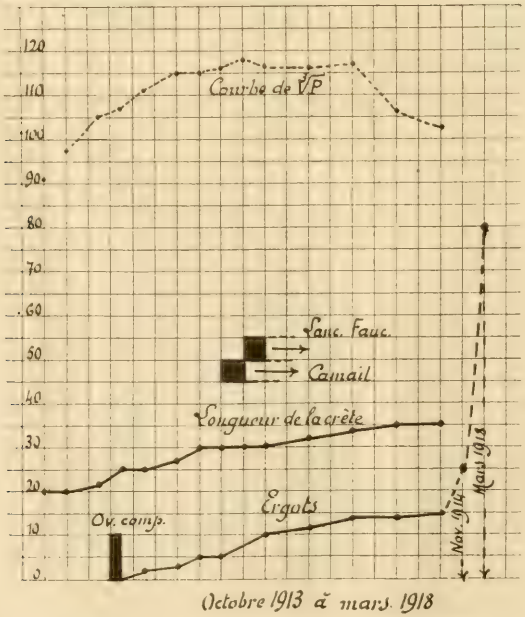
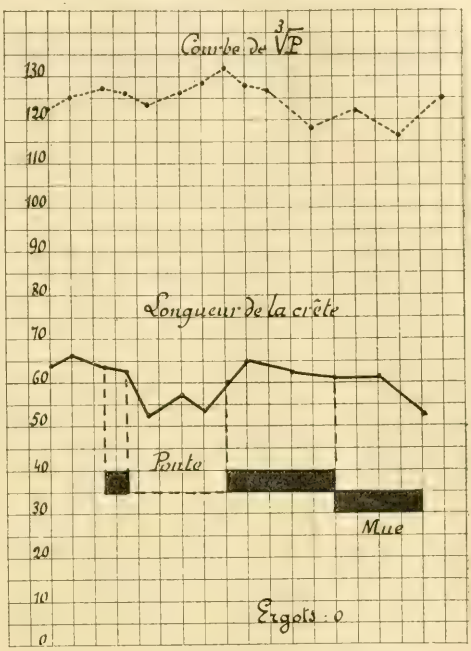


Fig. 68. — Graphique de la poule n° 3 ; développement des ergots.

N° 4. — Race ordinaire (plumage blanc jaunâtre), même couvée que la précédente. Ovariotomisée le 1er juillet. Ovaire développé mais non fonctionnel formant mince bande longitudinale appendue à la voûte lombaire. Crête et barbillons non développés. Pas d'ergots. Poids de l'animal le jour de l'opération : 785 gr.

Nous ne constatons en décembre aucune croissance des ergots. La première opération est vérifiée. Nous observons un morceau d'ovaire resté en place ; il s'est développé et fournit de œufs.

(Voir graph. fig. 69).



Octobre 1913 à juillet 1914.

Fig. 69. — Graphique de la poule n° 4.

	Poids		Crête		Ergots	Plumage	Instinct
	Engr.	$\sqrt[3]{P}$	Longueur	Aspect			
1er juillet . .	785	92	nulle	—	0	poulette	nuls
23 octobre . .	1.898	123,5	65.37	rose	cicat.	poule	»
6 novembre .	1.985	125	67.41	»	0	id.	»
28 novembre .	2.090	127	65.42	»	0	id.	ponte, inst. sexueis (1 œuf)
11 décembre .	2.008	126	63.34	»	0	id.	ne pond plus
25 décembre .	1.931	124	53.27	farineux	0	id.	»
15 janvier . .	2.053	126	56.28	»	0	id.	»
29 janvier . .	2.137	128	54.27	»	0	id.	»
12 février. . .	2.293	132	60.36	rouge	0	id.	ponte à partir du 7 février
26 février. . .	2.113	128,3	65.37	»	0	id.	»
12 mars . . .	2.015	126,3	64.36	»	0	id.	»
9 avril . . .	1.603	117	62.33	»	0	mue ↑	»
7 mai	1.794	121.6	61.32	pâlit	0	id.	ne pond plus
4 juin. . . .	1.570	116,1	61.33	farineux	0	id.!	»
2 juillet . . .	1.904	123,9	54.28	»	0	fin de mue ↓	»

N° 5. — Race cou-nu. Plumage gris. Elevage de la Station. — Née le 10 mai 1914. Non ovariotomisée.

(Voir graph. fig. 70)

Date	Poids		Crête		Plumage	Ergots	Instincts
	En gr.	$\sqrt[3]{P}$	Longueur	Aspect			
1er juillet . .	795	92,8	»	»	poulette	0	0
23 octobre . .	1.616	117	65.32	ass. rou	id.	0	ne pond pas
6 novembre .	1 922	124	65.33	id.	id.	0	id.
28 novembre .	1.818	122	67 35	id.	id	0	id.
11 décembre .	1.865	123	68.35	id.	id.	cic	id.
25 décembre .	1.840	122.5	58.32	farineux	id	cic	id.
15 janvier . .	1.869	123	64 37	id.	id.	cic	id.
29 janvier . .	1.913	124	58.29	id.	id.	cic	id.
12 février. . .	2.001	126	63.33	rougeâtre	id.	cic	id.
26 février. . .	1.801	121.7	63.34	id.	id.	cic	*pond* le 20 fév.
12 mars . . .	1.651	118,2	61.30	rouge	id.	cic	pond
9 avril. . . .	1.591	116.9	61.30	id.	id.	cic	id.
7 mai. . . .	1.627	117,6	60.29	farineux	Mue ↑	cic	ne pond plus
4 juin. . . .	1.315	109,6	53.28	id.	id.	cic	id.
2 juillet. . .	1.659	118,4	57.30	id.	id. ↓	cic	id.

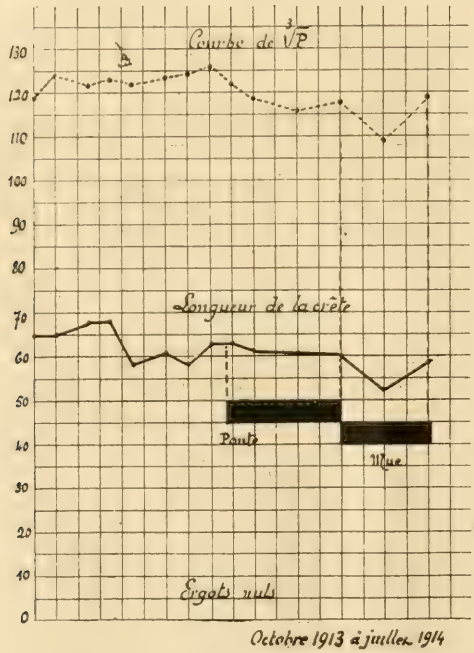


Fig. 70. — Graphique de la poule n° 5.

N° 6. — Poule noire. Race ordinaire. Intéressante à cause du développement des ergots. Ergots 3mm. Ne poussent pas pendant que l'animal reste en expérience.

(Voir graph. fig. 71.)

Date	Poids		Crête		Plumage	Ergots	Instincts
	En gr.	$\sqrt[3]{P}$	Longueur	Aspect			
28 novembre .	1.915	124	75.41	rouge	queue dr. ni f. ni c.	3	ne pond pas
11 décembre .	1.875	123,3	74.38	id.	id.	3	id.
25 décembre .	1.977	125,5	74 41	id.	id.	3	id.
15 janvier . .	1.990	125,9	73.40	id.	id.	3	id.
29 janvier . .	2.098	128,0	76.40	id.	id.	3	id.
12 février. . .	2.163	129,2	77.41	id.	id.	3	id.
26 février. . .	2.140	129,0	81.45	id.	id.	3	*pond 17 février*
12 mars . . .	2.003	126,0	80.46	id.	id.	3	pond
9 avril. . . .	1.901	123,8	80.45	id.	id.	3	id.
7 mai . . .	1.970	125,3	78.42	id.	id.	3	id.
4 juin. . . .	1.602	116,9	78.43	id.	en mue ↑		ne pond pas
2 juillet . . .	2.064	127,3	77.38	id.	id. ↓		id.

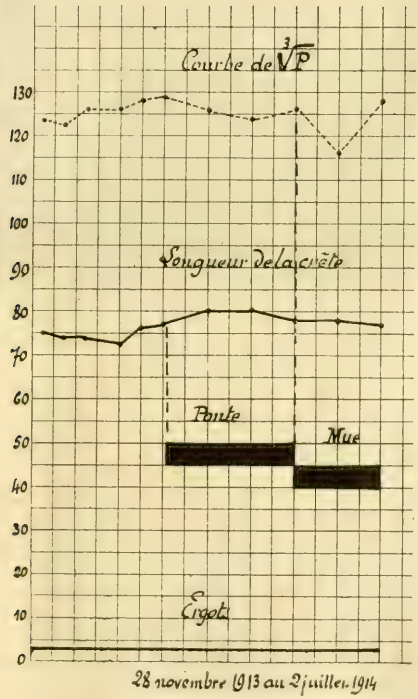


Fig. 71. — Graphique de la poule n° 6.

3° *Discussion.* — a) *Caractères généraux.* — La comparaison des graphiques et des photographies des animaux en expérience nous fournit des données intéressantes.

Dans les trois cas d'ovariotomie complète il s'est produit une évolution très nette vers la forme mâle. Chez la poule n° 1, cette évolution s'est traduite par la poussée des ergots et l'apparition d'un camail ; chez les poules n° 2 et n° 3, la transformation a été

Fig. 72. — Pattes de la poule n° 1 (photographie prise en janvier 1914) ; ergots développés.

plus complète, puisqu'elle englobe le plumage complet et le maintien.

La poule ovariotomisée ressemble extérieurement à un coq. Elle en a la démarche fière, orgueilleuse, se tenant presque verticalement et marchant à grandes et lentes enjambées. Cependant, au point de vue sexuel, elle ne manifeste pas d'instincts. Elle ne cherche pas à cocher les autres poules, mais les coqs ne la traitent pas davantage en femelle. D'autre part, ils ne la considèrent pas comme un rival, car ils ne lui cherchent pas querelle.

Nous ne l'avons pas vue témoigner les instincts de couveuse, ni conduire des bandes de poussins.

b) *Plumage.* — Si nous nous en tenons aux n°s 2 et 3, nous pouvons conclure qu'il n'y a aucune différence de plumage entre la poule masculinisée et le coq ; le camail et les lancettes sont formées par des plumes fines et soyeuses ; les faucilles, grandes et petites, s'allongent en arrière et se recourbent comme chez le mâle.

L'acquisition du plumage mâle s'est effectuée suivant le même rythme que chez le coq : une fois commencée (fig. 74), elle s'est achevée rapidement et complètement. Elle n'a pas suivi immé-

Fig. 73. — Photographie de la poule n° 2 (prise en août 1914) : le plumage a pris les caractères mâles ; camail, lancettes, faucilles.

diatement l'ablation de l'ovaire : il fallut attendre quelques semaines : le camail apparut, suivi de près par les lancettes et les faucilles. On eût cru assister à la métamorphose de puberté d'un jeune coq, à la crête près, toutefois (fig. 73 et 75).

En tout cas, ce double caractère de rapidité et d'intégralité introduit une différence entre la marche de la masculinisation par ovariotomie et la masculinisation par sénilité. Ici, le phénomène ne se produit que graduellement, à la faveur de plusieurs mues successives ; fréquemment, il n'aboutit tout d'abord qu'à une ressemblance partielle entre la femelle et le mâle. L'année suivante, à l'occasion d'une nouvelle mue, le nouveau plumage se dessine

davantage et ressemble alors à celui d'un mâle dont les couleurs seraient toutefois un peu ternes. Dans la suite, la ressemblance devient plus grande encore. Tel est le cas d'une faisane commune, âgée de 5 ans, observée par Is. Geoffroy Saint-Hilaire chez laquelle le changement se produisit d'abord au ventre, puis au cou, enfin sur le reste du corps — de même le cas de la cresserelle, relaté par Peseux-Richard.

Quelle est la raison de cette différence ? Il faut l'attribuer, sans

Fig. 74. — Photographie de la poule n° 3 prise en février 1914 : développement des ergots ; le camail commence à pousser.

nul doute, à la façon suivant laquelle s'effectue, dans chaque cas, la suppression de la fonction ovarienne. La castration expérimentale supprime brusquement, *in toto*, la cause qui empêchait la poussée du plumage mâle : celui-ci s'épanouit complètement en une seule fois. Dans la castration par sénilité, il se produit plutôt une atrophie graduelle de l'ovaire : la cause qui permet la poussée du plumage mâle est en quelque sorte fractionnée et l'acquisition des caractères masculins ne peut se faire que par degrés.

L'examen des graphiques (fig. 66, 67, 68) nous permet en outre de fixer le moment favorable pour la poussée du plumage. Elle ne s'est pas produite chez l'animal n° 1 où cependant l'ablation a été complète ; par contre, dans les deux autres cas, elle a eu lieu, mais avec un retard de quatre mois environ, par rapport au moment où l'ovariotomie a été pratiquée. Cela prouve

Fig. 75. — Photographie de la poule n° 3 prise en avril 1914 : la métamorphose du plumage est terminée (camail, lancettes, faucilles) ; la crête est restée petite.

que le plumage ne peut être influencé qu'au moment de ses poussées périodiques et en particulier de la mue. Dans le cas où l'animal meurt avant d'avoir mué, l'ovariotomie ne produit pas d'effets sensibles sur le plumage (n° 1) ; dans le cas des n°s 2 et 3, le retard de quatre mois est celui qui sépare l'opération de la mue suivante, mue qui a été constatée, non seulement chez les sujets opérés, mais chez les témoins normaux.

Il est possible d'interpréter certains cas *d'arrhénoïdie temporaire* observés par Hunter sur une femelle de paon, par Homeyer sur une poule et par Debreuil sur une faisane de Swinhoë. Il s'agit, dans chacun de ces trois cas, de femelles qui avaient pris le plumage de mâle après deux ou plusieurs mues successives ; mais, chose inattendue, après une nouvelle mue, elles subissent une transformation inverse et reprennent le plumage de leur sexe. Nous nous trouvons vraisemblablement en présence d'un virilisme provoqué par une altération temporaire de l'ovaire. Tant que la glande a fonctionné de façon insuffisante, le virilisme s'est produit et s'est accentué. Mais, que l'ovaire guérisse et retrouve son fonctionnement normal, l'animal à la mue suivante reprendra son plumage femelle [1]. Il va sans dire qu'une étude histologique de l'ovaire, chez les animaux en question, aurait été nécessaire pour confirmer cette manière de voir : étude où il eût fallu rechercher soigneusement la trace possible des altérations antérieures.

c) *Ergots.* — Si nous portons notre attention sur les ergots, (fig. 72) nous constatons une identité remarquable entre leur croissance et la croissance des ergots du coq. Comme chez ces derniers, la courbe de croissance, en fonction du temps, est rectiligne ; nous en concluons de même que la vitesse de croissance est uniforme. Déterminons cette vitesse et, pour cela, notons la longueur finale de l'ergot et la durée de croissance ; le quotient nous fournira l'allongement moyen par mois (fig. 66, 67, 68).

Nos	Durée de croissance (en mois)	Longueur finale (en mm.)	Allongement mensuel (en mm.)
1 . .	4 mois 1/2	8	1 mm. 8
2 . .	7 mois	13	1 mm. 8
3 . .	11 mois	25	2 mm. 1

Les ergots se sont allongés de 2 millimètres par mois, envi-

[1] Une étude intéressante de A. Gallardo nous fournit une preuve à l'appui de cette manière de voir : il s'agit d'une femme de 22 ans chez laquelle se développent les caractères masculins : barbe sur la lèvre, le menton, les joues, le ventre, les fesses et les jambes ; hypertrophie du clitoris ; voix rauque ; atrophie des seins ; disparition des règles. L'examen clinique révèle une tumeur : c'est un kyste séreux de l'ovaire droit qui est enlevé. Après l'ablation, la menstruation réapparaît, et la femme devient grosse. Les poils tombent pendant la grossesse et disparaissent complètement après l'accouchement. Les seins reprennent leur développement normal : le clitoris seul reste hypertrophié.

ron, nombre égal à celui que nous ont fourni les coqs entiers ou castrés [1].

Cette observation vient à l'encontre des conclusions formulées par Geoffroy Saint-Hilaire relativement à la croissance des ergots chez les poules masculinisées, croissance qu'il déclare moins rapide. En réalité, la contradiction n'est qu'apparente : Geoffroy Saint-Hilaire a étudié des poules où les caractères mâles résultaient d'une atrophie sénile ou pathologique de l'ovaire ; dans chacune de ces hypothèses, l'ergot ne peut atteindre la longueur qu'il présente chez un coq de même âge, soit que la poussée de l'ergot ait commencé très tard, soit même qu'il y

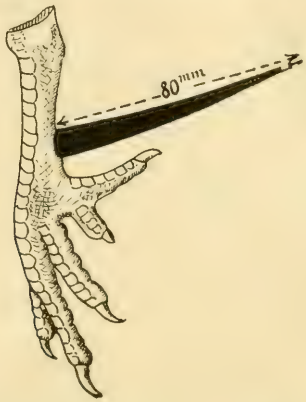


Fig. 76. — Pattes de la poule n° 3 en mars 1918 : ergots très longs.

ait eu, en cours de masculinisation, quelques reprises fonctionnelles de l'ovaire.

En examinant, sur les graphiques, le moment où les ergots ont apparu et la date de l'ovariotomie, nous trouvons une relation de temps différente de celle que nous avons constatée au sujet du plumage. L'apparition de l'ergot suit presque immédiatement l'opération, à quelques jours d'intervalle. C'est que nous avons affaire, dans ce cas, à un organe à croissance continue et non plus à poussée périodique : il est susceptible de se développer à chaque instant pourvu que l'on supprime l'action empêchante de l'ovaire. Bien plus, l'ergot pourra évoluer longtemps seul, à l'exclusion du plumage dans le cas où la mue ne se

[1] Chez la poule n° 3, les ergots atteignent 80mm en avril 1918 (fig. 76).

produit que tardivement. C'est pourquoi nous considérons l'ergot comme un réactif plus sensible, plus constant que le plumage. L'animal n° 1, autant que la poule gynandromorphe, dont il a été question précédemment illustrent cette manière de voir.

d) *Organes érectiles.* — La question des organes érectiles est plus complexe que nous l'avions supposé au début. La poule ovariotomisée, pensions-nous, ne prend pas la crête sanglante et érectile du coq. Cependant sa crête n'est pas non plus celle du castrat. Si nous examinons le développement de la crête chez la poule n° 1, nous constatons sans doute que cet organe ne s'est pas développé d'une façon excessive et qu'il a conservé des dimensions comparables à celle des coqs castrés ou des poules normales ; l'aspect est identique, un peu rougeâtre ; la crête n'est pas dressée, mais elle retombe latéralement. — Chez la poule n° 2 (fig. 67), conservée beaucoup plus longtemps, l'évolution de la crête s'est poursuivie régulièrement, d'une façon inaccoutumée, et cet organe a atteint des dimensions comparables à celle des mâles ; il y a lieu de remarquer toutefois que ce développement est resté fonction de la croissance du corps et qu'il s'est arrêté presque en même temps. Nous avons en somme affaire à un phénomène progressif exagéré sans point d'hétérogonie bien marqué (fig. 67).

La poule n° 3 nous offre un phénomène semblable, mais atténué : la crête, d'abord très petite, grandit et devient même rutilante, elle n'atteint pas cependant la dimension qu'elle aurait chez un coq normal (fig. 68 et 75).

V. Conclusions. — *La suppression de l'ovaire produit, chez les poules, l'apparition des ergots et du plumage mâle (camail, lancettes, faucilles), elle modifie également le maintien qui devient semblable à celui du coq*, Par contre, elle paraît ne pas avoir beaucoup d'action sur les organes érectiles ; toutefois ceux-ci semblent, *à la longue*, acquérir une longueur un peu plus grande que chez les poules normales ; cet allongement est en rapport avec la croissance du corps et n'a pas l'allure brusque que nous avons constatée chez le coq.

L'ergot commence sa poussée dès les premiers jours qui suivent l'ovariotomie ; quant à la masculinisation du plumage, elle ne se produit pas tout de suite, mais à la mue suivante. La crois-

sance de l'ergot est uniforme et se fait avec la même vitesse que chez les coqs (2^{mm} par mois, environ) ; la métamorphose du plumage est *intégrale*, c'est-à-dire qu'elle affecte toutes les parties du plumage et qu'elle est complète pour chacun d'eux.

La poule masculinisée n'est pas traitée comme une femelle par les autres coqs, mais d'autre part, elle n'acquiert pas les instincts sexuels mâles.

Enfin, l'ablation incomplète de l'ovaire n'entraîne pas la masculinisation ; *une bribe de l'organe, laissée en place, suffit pour suppléer à l'organe entier* ; comme pour les autres glandes telles que le testicule, la thyroïde, les capsules surrénales, il y a une sécrétion endocrine de luxe.

Il s'ensuit que l'ovaire exerce normalement une action empêchante sur le développement du plumage et des ergots chez la poule. Ces caractères ne peuvent être considérés comme des caractères sexuels secondaires mâles ; ce sont de simples caractères somatiques, et c'est en réalité leur absence chez la poule qui contribue un ensemble de caractères sexuels secondaires femelles.

*
* *

VI. Remarques complémentaires. — 1° *La race Sebright.* — Une récente expérience de Morgan a fourni des résultats qui ne cadrent pas avec ces conclusions. Cet auteur a expérimenté sur des coqs de race *Sebright*, race très voisine de la souche primitive, et dans laquelle le plumage du coq ressemble à celui de la poule (ni faucilles, ni lancettes). Or, en castrant des coqs de cette race, Morgan a constaté que le plumage prenait les caractéristiques des coqs ordinaires (plumes recourbées, etc.) d'où il conclut que le testicule exerce, dans ce cas, une action empêchante sur le développement du plumage.

Cette expérience aboutit à des résultats qui viennent à l'encontre de ce que nous avons établi au sujet du rôle habituel du testicule chez les coqs. La glande mâle jouerait, ici, le rôle empêchant que nous avons reconnu à l'ovaire, et le mâle posséderait lui-même, à l'état potentiel seulement, les caractères relatifs au plumage.

Peut-être pourrait-on faire une autre hypothèse au sujet des coqs Sebright : dans les conditions normales, leur plumage serait en état de *faux équilibre*, comme l'est celui de *Pyranga erythromelas* maintenu en cage et bien nourri, durant la saison froide.

Ici, le retour à l'équilibre stable est déclenché par un écart de température en plus ou en moins. Chez les coqs Sebright, la

suppression du faux équilibre pourrait être provoquée par un traumatisme sanglant ; la castration agirait comme telle et la suppression de la glande génitale n'aurait aucune action spécifique. Il y aurait donc lieu de rechercher : 1° si un traumatisme différent peut produire le même effet ; 2° si des transplantations testiculaires ne font pas disparaître le plumage mâle des castrats Sebright.

2° *La forme neutre.* — Il est particulièrement intéressant de constater que la poule ovariotomisée et le coq castré ont un aspect tellement identique que, dans nos élevages, il était impossible, à une personne non prévenue, de distinguer le sexe originel des sujets opérés.

Nous pensons avoir réalisé, d'une façon concrète, tout au moins dans l'espèce *Gallus domesticus*, la forme hypothétique asexuée désignée par certains auteurs, notamment Tandler et Grosz, sous le nom de forme neutre. D'après ces deux biologistes, les organes de l'homme évolueraient, en l'absence des glandes génitales, suivant un type *intermédiaire* entre le type masculin et le type féminin ; l'animal asexué serait comme le type fondamental de l'espèce ; il ne se modifierait dans l'un ou l'autre sens que par l'intervention des glandes génitales.

Dans le cas présent, il n'y a pas lieu toutefois de parler d'une forme intermédiaire qui serait obtenue en prenant la moyenne arithmétique de deux individus de sexe différent. Les caractères du *Gallus* neutre sont des caractères intégraux, de l'un ou de l'autre sexe : l'animal asexué est un animal aphone, possédant une crête femelle, armé d'ergots mâles et paré du plumage mâle ; cet ensemble forme le total des caractères somatiques externes influençables.

Dans le courant du développement, et principalement à la puberté, interviennent les harmozones génitales. Elles impriment à l'animal son cachet définitif : du côté mâle, l'harmozone testiculaire provoque le développement *rapide* des organes érectiles, du chant et de l'instinct sexuel ; du côté femelle, l'harmozone ovarienne empêche la croissance du camail, des lancettes, des faucilles, des ergots ; elle règle la croissance de l'oviducte et de ses annexes.

3° *Conditions de l'inversion sexuelle.* — Dès lors, on peut énoncer les conditions de masculinisation externe d'une femelle

et les conditions de féminisation externe d'un mâle, chez l'espèce qui nous occupe. Dans le premier cas, il faudra tout d'abord faire l'*ablation de l'ovaire* afin de supprimer la cause d'arrêt du plumage et des ergots ; puis *introduire* dans le péritoine ou sous la peau du *tissu testiculaire* qui déterminera l'augmentation *rapide* de la crête, l'apparition du chant et des instincts sexuels. Dans le second cas, on pratiquera d'abord l'*extirpation du testicule*, ce qui fera disparaître l'instinct sexuel et le chant ; une *transplantation d'ovaire* arrêtera le développement du plumage mâle et des ergots.

CHAPITRE IX

TRANSPLANTATIONS CROISÉES

Historique. — Expériences de Steinach. — Conditions de l'inversion sexuelle externe chez les Gallinacés. — Expériences personnelles. — Recherches de Goodale. — Conclusions. — Le gynandromorphisme symétrique hétérosexuel. — Interprétation harmozonique. — Parabiose hétérosexuelle et free-martin.

I. Historique. — Les résultats acquis nous conduisent à rechercher les effets produits par l'introduction de la glande génitale de l'autre sexe chez un mâle ou une femelle préalablement castrés. Des expériences de transplantations croisées ont été faites depuis longtemps déjà. Hunter, le premier, songea à greffer la glande génitale du coq dans la cavité abdominale de la poule : il prétendit que l'organe continuait à y vivre sans altération apparente. Cette opinion a été contredite par Ribbert, Alessandri, Herlitzka et enfin Carlo Foa ; d'après eux, la glande dégénérerait peu à peu et se transformerait en tissu conjonctif. C. Foa a fait des transplantations d'ovaires embryonnaires chez des mâles et a observé que l'ovaire ainsi implanté conserve pendant quelque temps sa structure, subit un commencement de développement et ensuite s'atrophie.

Les faits les plus nets dans cet ordre d'idées, ont été apportés par Steinach. Il insère sous la peau ou dans le péritoine de cobayes ou de rats *mâles* préalablement castrés des fragments

d'ovaires de même espèce et de même âge. Dans 45 0/0 des cas, les ovaires croissent et mûrissent. En même temps, les caractères sexuels secondaires femelles apparaissent : les mamelles se développent, le squelette, le pelage prennent leurs caractéristiques féminines ; les productions adipeuses de l'abdomen se forment au point voulu. Il en va de même pour les caractères psychiques : rats et cobayes castrats ovariophores sont indifférents vis-à-vis des femelles — mais, mis au contact d'un mâle, ils présentent le réflexe caudal sexuel et le réflexe défensif. Enfin ces castrats ovariophores sont considérés comme des femelles par les mâles entiers et provoquent les mêmes réactions sexuelles que la femelle normale, moins complètes toutefois. — D'autre part, Steinach transplante des testicules à des femelles préalablement castrées : il observe que les caractères femelles ne se développent pas.

Dans le même ordre d'idées Walker injecte journellement à deux poules et pendant plusieurs mois de suite, de l'extrait testiculaire de coq : la crête et les barbillons grandissent, prennent une coloration plus vive et atteignent au bout de cinq mois leur maximum ; les poules acquièrent en outre le maintien du coq. — G. Smith, il est vrai, a repris ces expériences et en conteste l'interprétation. Il a bien obtenu l'augmentation de la crête (130 au lieu de 100, en trois semaines) chez une poule en expérience, mais il a observé une augmentation comparable chez une poule témoin : d'après cet auteur, ces variations correspondraient à une infiltration graisseuse du centre de la crête, infiltration qui précède chaque période de ponte et se résorbe ultérieurement.

Meisenheimer a fait des transplantations croisées sur des chenilles d'*Ocneria dispar*, castrées entre la 2e et la 3e mue : il introduit, dans chacune, les glandes génitales du sexe opposé et ces glandes se développent dans la suite : il n'observe ici aucune altération dans les caractères sexuels secondaires du papillon. Kopec lui aussi, transplante des glandes génitales d'un sexe à l'autre, chez les Lépidoptères, ou bien injecte à des individus préalablement castrés, soit de la substance de glande génitale broyée, soit même du liquide de la cavité générale d'individus de sexe opposé : il n'obtient aucun changement morphologique chez les animaux opérés.

En somme, il ressort de ces différentes recherches que les transplantations croisées sont efficaces chez les Mammifères, sans action chez les Insectes, tandis que leur action paraît discutable chez les Oiseaux.

II. **Recherches personnelles.** — 1° *Discussion préalable.* — Nous avons fait quelques expériences de transplantations croisées. Afin d'échapper aux critiques invoquées par G. Smith relativement aux expériences de Walcker, nous nous sommes préoccupé tout d'abord de déterminer la marche et le moment de l'augmentation de la crête chez la poule normale en état de ponte. Examinons, à ce point de vue les trois poules témoins de la série ovariotomisée : on trouvera, dans les graphiques n°s 69, 70, 71, les résultats relatifs à ces trois animaux.

De l'examen de ces graphiques, il ressort nettement que chez les trois poules en question, il y a parallélisme très net entre la ponte et l'augmentation de longueur de la crête.

Amplitude de la variation :	n° 4. . . .	65-53-65,	soit $\frac{130}{106}$
—	— n° 5. . . .	58-63,	soit $\frac{126}{116}$
—	— n° 6. . . .	73-82,	soit $\frac{164}{146}$

Nous retrouvons pour le n° 4 le rapport indiqué par G. Smith. Ces variations ne sont pas comparables aux oscillations du poids, qui sont, proportionnellement, beaucoup plus faibles ; d'autre part, il semble bien que la diminution de la crête qui suit immédiatement la ponte d'été coïncide avec la mue, comme le montrent les trois graphiques.

*
* *

2° *Transplantations de testicule chez la poule.* — Nos expériences ont tout d'abord porté sur quatre poules numérotées 7, 8, 9 et 10 ; les n°s 7, 8 et 10 sont ovariotomisées, incomplètement, il est vrai (bribes d'ovaire constatées à l'autopsie). Les n°s 7 et 8 reçoivent au moment de l'opération des fragments de testicule de coqs de même couvée ; le n° 10 ne reçoit aucune transplantation ; l'animal n° 9 est conservé comme témoin normal.

Les nombres relatifs à ces quatre animaux ont servi à établir le graphique fig. 77. — La poule n° 7, photographiée en janvier 1913, est représentée fig. 78 (à gauche).

N° 7. — Poule race cou-nu née en juillet 1912. Ovariotomisée incomplètement le 11 novembre 1912. — Reçoit fragments de testicule dans cavité péritonéale, à droite.

(Voir graph. fig. 77.)

Date	Poids		Crête		Ergots	Plumage	Remarques
	Engr.	[illegible]	Dimens.	Aspect			
11 novembre .	2.121	128	56.32	farineux	0	poule	aucun instinct
25 novembre .	2.027	127	53.34	»	0	»	n'a pas pondu
9 décembre .	2.071	127,5	58.33	»	0	»	»
23 décembre .	2.254	130	62.37	»	0	»	»
6 janvier . .	2.350	123	77.49	»	0	»	»
20 janvier . .	2.476	135	80.51	rutilant	0	»	»
10 février. . .	2.700	139	84.47	»	0	»	»
24 février. . .	2.739	140	82.48	»	0	»	»
10 mars . . .	2.800	141	87.54	»	0	»	»
24 mars . . .	2.780	141	85.54	»	0	»	»
1er avril . . .	2.728	139	90.54	»	0	»	»
21 avril. . . .	2.700	139	89.54	»	0	»	»
12 mai	2.810	141	94.60	»	0	»	»

Autopsie. — A l'autopsie, nous constatons une bribe ovarienne assez importante ; on y trouve des œufs aux divers stades de développement, mais non encore mûrs. Oviducte normal. Quelques nodules blancs dans le péritoine, structure indifférenciée.

Foie énorme, jaunâtre : 57 grammes.

Graisse très développée. Masse adipeuse péritonéale : 240 grammes.

Discussion. — Chez les poules n°s 7 et 8, nous avons déclenché une croissance de la crête plus rapide que chez les deux témoins. Le cas du n° 7 est particulièrement démonstratif ; en 3 mois, la longueur de la crête a augmenté de 56 millimètres à 84 millimètres suivant une marche qui rappelle celle que nous avons observée constamment dans les graphiques relatifs aux coqs. Si l'on compare cet allongement à celui que présente la crête de la poule n° 9, où nous retrouvons les fluctuations en rapport avec la ponte, on est obligé d'admettre que l'introduction de tissu testiculaire a eu une influence marquée sur le développement des organes érectiles : la photographie de l'animal n° 7 comparée à celle d'un témoin de même portée n'est pas moins suggestive (fig. 78). La crête du n° 8 a moins subi

N° 8. — Poule race cou-nu, née en juillet 1912. — Partiellement ovario-tomisée le 11 novembre 1912. — Reçoit à droite, dans la cavité péritonéale, des fragments de testicule de coq de même âge (fig. 77).

Date	Poids		Crête		Ergots	Plumage	Remarques
	Engr.	3/P	Dimens.	Aspect			
11 novembre .	1.759	121	40.24	farineux	0	poule	aucun instinct
25 novembre .	1.642	118	43.24	»	0	»	n'a pas pondu
9 décembre .	1.785	121	46.28	»	0	»	»
23 décembre .	1.900	124	51.32	»	0	»	»
6 janvier . .	1.740	120	57.31	»	0	»	»
20 janvier . .	1.935	125	54.39	»	0	»	»
10 février. . .	1.787	122	56.31	»	0	»	»
24 février. . .	1.548	116	51.25	»	0	»	»
10 mars . . .	1.655	118	47.21	»	0	»	»
24 mars . . .	1.766	121	54.28	»	0	»	»
7 avril. . . .	1.612	117	56.28	»	0	»	»
21 avril. . . .	1.613	117	55.25	»	0	»	»
4 mai	1.610	117	54.25	»	0	»	»

Meurt accidentellement le 6 mai 1913.
Bribe d'ovaire normal en place.
Foie énorme, jaunâtre : 49 gr.

l'action du tissu testiculaire : cela peut tenir à ce que les bribes d'ovaire laissées accidentellement en place neutralisent l'action du tissu testiculaire. — Ces deux animaux n'ont pris ni le plumage, ni les ergots du coq : rien de plus naturel étant donné la présence de tissu ovarien.

Il est à remarquer enfin que la crête du n° 10 a été d'une constance remarquable : ce fait coïncide avec un état infantile de l'ovaire que nous trouvons en place, à l'autopsie, mais chargé d'ovules non encore mûrs ; l'animal en question a manifesté dans les deux derniers mois (avril et mai) des instincts d'incubation très vifs : pendant ce temps, le poids a diminué de près de 300 gr. et finalement la crête a quelque peu régressé : bien que nous n'ayons pas fait d'expériences systématiques à cet égard, nous avons tout lieu de croire que ces modifications accompagnent habituellement la période d'incubation.

N° 9. — Poule témoin, race cou-nu. — Née en juillet 1912 (fig. 77).

Date	Poids		Crête		Ergots	Plumage	Remarques
	Engr.	$\sqrt[3]{p}$	Dimens.	Aspect			
11 novembre .	2.285	131	60.31	farineux	0	poule	instincts de femelle
25 novembre .	2.267	130	62.39	»	0	»	»
9 décembre .	2.285	131	63 39	»	0	»	»
23 décembre .	2.235	130	61 33	»	0	»	»
6 janvier . .	2.311	132	54.25	»	0	»	»
20 janvier . .	2.407	134	56.28	»	0	»	»
10 février. . .	2.556	137	65.38	rougeâtre	0	»	ponte à partir du 10 fév.
24 février. . .	2.479	135	66.37	»	0	»	»
10 mars . . .	2.537	136	65.47	»	0	»	»
24 mars . . .	2.502	136	67 37	»	0	»	»
7 avril. . . .	2.473	135	68.36	»	0	»	»
21 avril. . . .	2.382	133	66.36	»	0	»	»
12 mai	2.602	138	68.38	»	0	»	»

Autopsie le 12 mai 1913. — Ovaire développé et normal. Oviducte normal.
Foie blanchâtre énorme : 92 gr.
Graisse très développée. — Masse adipeuse péritonéale : 190 gr.

Conclusion. — L'introduction de tissu testiculaire dans la cavité péritonéale de la poule peut provoquer un développement plus rapide de la crête ; celle-ci devient plus longue, plus rutilante. Il ne nous a pas semblé que les transplantations étaient durables.

*
* *

3° *Transplantation d'ovaire chez un coq.* — Inversement, nous avons, par la même occasion, transplanté dans la cavité péritonéale d'un coq castré, les fragments d'ovaire obtenus dans les opérations précédentes : la castration ayant été incomplète, le coq, après avoir présenté une réduction remarquable de la crête (suivant la formule parabolique), a repris son évolution progressive. Le plumage lui-même, qu'il était dans notre intention de modifier profondément, ne paraît pas avoir été affecté par l'introduction de la glande génitale femelle. Toutefois un résultat est à noter : il apparaît nettement, sur le graphique, que les ergots se sont développés, au début, beaucoup moins vite chez le coq

N° 10. — Poule témoin. — Race beauceronne blanche. — Ovariotomisée incomplètement le 12 novembre 1912 (fig. 77).

Date	Poids		Crête		Ergots	Plumage	Remarques
	Engr.	$\frac{3}{V^p}$	Dimens.	Aspect			
12 novembre .	1.498	114	55.26	farineux	0	poule	ne pond pas
25 novembre .	1.446	113	56 27	»	0	»	»
9 décembre .	1.417	112	55.27	»	0	»	»
23 décembre .	1.200	106	56.27	»	0	»	»
6 janvier . .	1.332	109	54.25	»	0	»	»
20 janvier . .	1.427	113	53.25	»	0	»	»
10 février. . .	1.459	113	51.23	»	6	»	»
24 février. . .	1.527	115	50.21	»	0	»	»
10 mars . . .	1.688	119	52.24	»	0	»	»
24 mars . . .	1.528	115	50.23	»	0	»	»
7 avril. . . .	1.620	118	50.21	»	0	»	manifeste pen-
21 avril . . .	1.762	121	52.23	»	0	»	dant les mois
4 mai	1.460	112	50.21	»	0	»	d'avril et mai des
19 mai	1.330		45.20	»	0	»	inst. de couveuse

Autopsie le 19 mai 1913 — Bribe d'ovaire en place, mais ovules non évolués ; l'ovaire a l'aspect jeune.
Foie rouge et moyen : 27 gr
Graisse peu développée ; masse adipeuse péritonéale : 80 gr.

ovariophore que chez le témoin ; dans la suite la vitesse de croissance a augmenté et est redevenue comparable à celle des ergots normaux (Voir tab. p. 153, 154 et fig. 79).

Il semble bien que l'animal ait été soumis à deux influences successives : au début, celle de l'ovaire implanté qui a exercé son action empêchante sur l'ergot, ensuite celle des nodules de régénération qui lui ont rendu au castrat incomplet son facies masculin.

Ces expériences ont été reprises en 1916 par Goodale. Cet auteur opère sur de tout jeunes coqs castrés et leur transplante des ovaires de poulettes : le plumage mâle et les ergots ne se développent pas et la féminisation est complète ; notre hypothèse relative à l'action empêchante de l'ovaire se trouve ainsi solidement établie.

Conclusion. — La transplantation d'ovaire est possible chez le coq jeune ; elle amène une diminution dans la croissance des

N° 30. — Coq race cou nu. Né en juillet 1912.

Castré le 11 novembre 1912. — Reçoit à droite dans la cavité péritonéale, des fragments d'ovaire de poule de même portée.

(Voir graph. fig. 78).

Date	Poids		Crête		Ergots	Plumage	Remarques
	Engr.	$\sqrt[3]{P}$	Dimens.	Aspect			
11 novembre .	1.840	122	84.45	sanglant	9	coq	instincts sexuels, chant
25 novembre .	1.702	119	66.36	blanchâtre	10	»	Instincts abolis
9 décembre .	1 795	121	59.30	»	11	»	»
23 décembre .	1.922	124	56.29	»	11	»	»
6 janvier . .	1.822	122	70.32	»	12	»	»
20 janvier . .	1.958	125	80.45	sanglant	12	»	»
10 février. . .	2.038	126	100.51	»	14	»	»
24 février. . .	2.005	125	100.52	»	14	»	»
10 mars . . .	2.037	126	105.55	»	14	»	instinct sexuel reparait
24 mars . . .	2.007	125	108.68	»	14	»	»
7 avril. . . .	1.965	125	104.60	»	15	»	»
21 avril. . . .	1.849	122,5	105.57	»	16	»	»
12 mai	1.952	125	108 55	»	18	»	»

A l'autopsie : nodule testiculaire bourgeonnant dont le poids total est 1 gr. 5. — Pas de canaux déférents.
Foie : 31 gr.
Adiposité moyenne ; masse adipeuse péritonéale : 55 gr.

ergots et empêche l'acquisition du plumage si caractéristique du coq : camail, lancettes et faucilles ne se développent pas.

III. Gynandromorphisme symétrique hétérosexuel. — Ces quelques expériences des transplantations croisées nous conduisent à une explication de quelques cas de gynandromorphisme considérés comme particulièrement irréductibles à la théorie des hormones. Il s'agit d'animaux qui possèdent une répartition égale, par moitiés symétriques, des caractères des deux sexes, et chez lesquels l'autopsie révèle un ovaire et un testicule. Le pinson décrit par Max Weber possède, à gauche, le plumage d'une femelle, à droite le plumage du mâle ; intérieurement, il possède un ovaire à gauche et un testicule à droite ; si les caractères sexuels secondaires sont conditionnés par des hormones,

N° 31. — Coq race mélangée. — Même âge (Fig. 78).

Date	Poids		Crête		Ergots	Plumage	Remarques
	Engr.	$\sqrt[3]{P}$	Dimens.	Aspect			
11 novembre .	2.225	130	100.60	sanglant	4	coq	instincts norm.
25 novembre .	2.367	133	107.62	»	6	»	»
9 décembre .	2.252	131	111.62	»	7	»	»
23 décembre .	2.390	134	115.68	»	8	»	»
6 janvier . .	2.450	134,5	116.72	»	10	»	»
20 janvier . .	2 470	135	115.75	»	12	»	»
10 février. . .	2.571	137	119.74	»	15	»	»
24 février. . .	2.603	138	122.78	»	18	»	»
10 mars . . .	2.645	139	120.75	»	18	»	»
24 mars . . .	2.573	137	120.75	»	20	»	»
7 avril. . . .	2.555	136	120.80	»	20	»	»
21 avril. . . .	2.520	136	120.81	»	22	»	»
12 mai	2.591	137	122.77	»	23	»	»

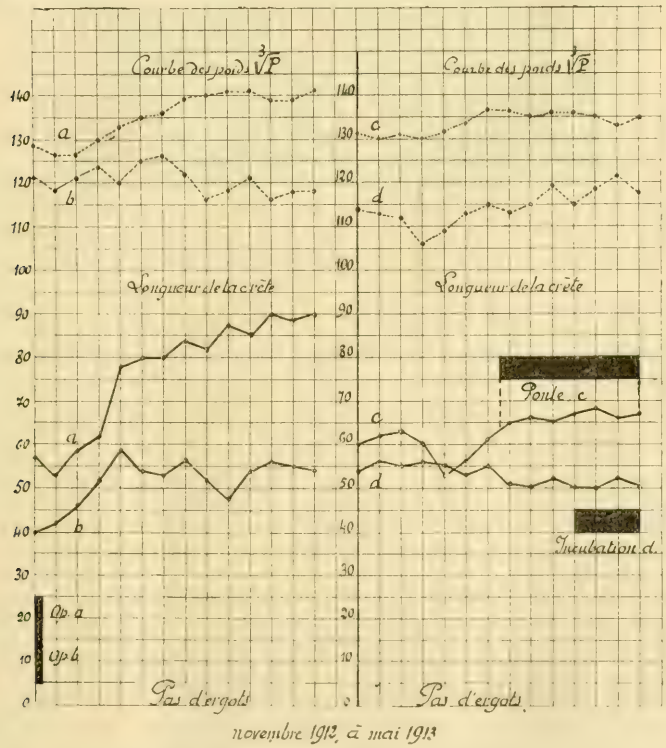


Fig. 77. — Graphiques des poules nos 7 (notée *a*), 8 (*b*), 9 (*c*), 10 (*d*), *a* et *b* : poules ayant reçu du tissu testiculaire ; *c* et *d*, poules témoins ; développement rapide de la crête chez *a* et *b*.

transportées par le sang, l'action ne peut manquer d'être la même sur les deux moitiés et celles-ci ne devraient jamais acquérir un aspect différent.

1° *Interprétation harmozonique du gynandromorphisme.* — La contradiction est beaucoup plus apparente que réelle. Elle ne serait insurmontable que si l'on admettait que l'harmozone crée d'emblée le caractère sexuel secondaire, qu'elle en constitue en quelque sorte l'élément synthétique. Mais tel n'est pas le cas. L'harmozone est un excitant de la croissance, son action se fait sentir sur des caractères somatiques auxquels elle imprime une direction spéciale : elle agit, avons-nous vu, en déplaçant des

Fig. 78. — Photographie de la poule n° 7 et d'une poule de même couvée (prise en janvier 1913). A gauche, n° 7 : grand développement de la crête.

équilibres. Il y a en réalité deux facteurs en présence : *le caractère somatique influencé et l'harmozone génitale influençante.*

Cela posé, nous ferons remarquer tout d'abord que la réussite des transplantations croisées nécessite une *condition primordiale : la neutralisation du sujet.* En enlevant à l'animal en expérience ses glandes génitales, on rend le terrain favorable à la transplantation des glandes de l'autre sexe. Cela signifie que le soma porteur de sa glande génitale est accordé à l'harmozone homologue, mais qu'il est inapte à recevoir l'effet de l'harmozone inverse. Si nous admettons cette idée très simple, la question du gynandromorphisme s'éclaire. Le pinson de Max Weber et les animaux semblables sont de simples cas de *duplicisme*, c'est-à-dire de sujets formés de deux moitiés différentes ; ces deux moitiés sont en outre de sexe différent en raison de particularités

intéressant la fécondation. *Chacune d'elles, portant sa glande reproductrice est accordée à son harmozone spéciale et neutre vis-à-vis de l'harmozone opposée*, d'où la répartition symétrique du plumage.

2° *Argument tiré de la parabiose.* — Les expériences de parabiose entre animaux de sexes différents constituent des faits de même catégorie. Morpurgo soude ensemble, deux par deux, de

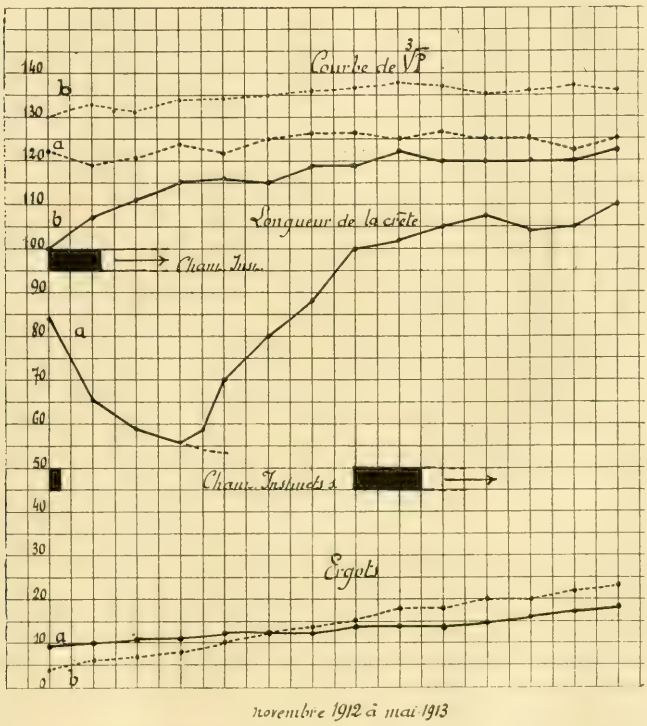


Fig. 79. — Graphiques des coqs nos 30 (noté *a*) et 31 (noté *b*); *a* : coq incomplètement castré et ayant reçu du tissu ovarien; *b* : témoin; la croissance des ergots est ralentie chez *a*.

jeunes souris blanches de sexe différent : il observe, quelques mois après, que les souris ont continué séparément leur évolution sexuelle, comme si elles étaient séparées; chez des rats en parabiose, Morpurgo fait couvrir les femelles par un autre mâle : elles donnent des portées qu'elles allaitent. En définitive, chaque individu a conservé ses caractères sexuels propres, sous l'in-

fluence de l'harmozone homologue et malgré la présence de l'harmozone opposée.

3° *Le free-martin.* — Il est vrai qu'on pourrait alléguer, contre ces résultats, le cas si intéressant du *free-martin* : il s'agit de jumeaux hétérosexuels assez fréquents chez les bovidés : la génisse est le plus souvent stérile et possède même fréquemment quelques caractères sexuels mâles. F. Lillie, qui a publié une étude intéressante à leur sujet, a constaté : 1° Que ces portées gémellaires proviennent chez la vache de la fécondation et du développement simultané de deux ovules distincts, ainsi qu'en témoignent, et les deux corps jaunes, et les annexes embryonnaires distinctes ; 2° qu'il s'établit de bonne heure, par fusion des chorions, des connexions artérielles entre les deux embryons ; de sorte qu'ils échangent leurs hormones par une sorte d'injection réciproque.

Comme la femelle se masculinise, on pourrait y voir un argument contre notre interprétation du gynandromorphisme symétrique. Mais il est à remarquer que *l'ovaire est préalablement atrophié par les hormones mâles*, et que la condition préalable des transplantations croisées, la neutralisation du sujet, se trouve ainsi réalisée au début chez la femelle : il n'est pas étonnant que les hormones mâles puissent exercer efficacement ensuite leur influence.

4° *Conclusion.* — En définitive le gynandromorphisme ne vient pas à l'encontre de la théorie de l'harmozone testiculaire ; même il constitue une sorte d'expérience naturelle qui permet de préciser les conditions de l'action harmozonique, et de vérifier les conditions des transplantations croisées. Les rats parabiotiques hétérosexués obtenus par Morpurgo et les free-martin observés par F. Lillie constituent des faits qui, à notre sens, se rattachent étroitement au gynandromorphisme.

CHAPITRE X

RELATION ENTRE LE FOIE ET LES GLANDES GÉNITALES

Adiposité exagérée des castrats. — Hypoglycogénie musculaire. — Recherches sur le glycogène hépatique. — Présence des graisses, dans le foie, au moment de la reproduction. — Rôle des glandes génitales dans la mobilisation des graisses. — Théorie relative à l'adiposité consécutive à la castration. — Hypohépatie chez les castrats. — Interrelation génito-adipo-hépatique.

I. Hyperadipogénie et hypoglycogénie des castrats. — Dans les chapitres précédents, nous nous sommes placé surtout au point de vue morphologique. Ce n'est là toutefois qu'un des aspects de la question et non le plus intéressant. De nombreux physiologistes ont montré que les fonctions nutritives ne s'accomplissent pas avec la même intensité, avec le même degré chez le mâle et la femelle. Il y aurait lieu en conséquence de porter la question des caractères sexuels secondaires sur le terrain physiologique. Dans le présent travail, notre attention a été attirée principalement par le grand développement du tissu adipeux chez les castrats et incidemment par la glycogénie ; les résultats et les chiffres obtenus nous ont conduit à approfondir certains points relatifs au foie et à interpréter, d'une façon nouvelle, la fonction adipogénique attribuée jusqu'ici à cet organe.

1° *Adipogénie des castrats.* — Les nombreuses autopsies que nous avons faites nous ont fourni l'occasion de constater le grand développement du tissu adipeux chez les castrats. C'est d'ailleurs un fait bien connu des éleveurs que cette tendance des castrats à l'engraissement : il justifie la castration précoce des bœufs et d'une façon générale, des animaux mâles destinés à la boucherie ; l'antique pratique du chaponnage, aujourd'hui presque abandonnée, permettait d'obtenir plus rapidement des poulets gras.

Chez les coqs castrés, la graisse est localisée à la base du cou, dans les muscles et principalement dans la cavité abdominale.

A l'autopsie, la masse intestinale du castrat disparaît sous une infiltration énorme d'une graisse assez liquide qui tapisse la cavité péritonéale, surtout dans la région postérieure ; le gésier est lui-même entouré d'une couche graisseuse qui peut atteindre 2 centimètres d'épaisseur. Les préparations de gésier et d'intestin sont très démonstratives à cet égard et il n'est point besoin de pesées précises pour témoigner de cette adiposité qui n'a rien de comparable chez le mâle normal.

Néanmoins, dans un certain nombre de cas, choisis au hasard, nous avons détaché avec des ciseaux et des pinces la graisse périabdominale, c'est-à-dire celle qui tapisse l'abdomen après ablation du tube digestif. Notre recherche porte sur des mâles normaux, des castrats incomplets et enfin des castrats complets. Cette graisse est ensuite pesée. Il est à remarquer qu'elle ne représente qu'une fraction, notable il est vrai, de celle qui est renfermée dans l'abdomen : elle ne comprend pas celle qui est restée autour du gésier et celle qui forme, dans le mésentère, de larges et épaisses travées blanchâtres ; pas davantage celle des muscles et de la base du cou.

Série I. — Coqs nés en mai 1910. Castrés en juillet 1910. Autopsiés en novembre 1911.

Numéros	Poids total	Poids des testicules	Graisse périabdominale
A. — *Mâles normaux*			
1.	1.798	14,5	32 gr.
2.	2.610	12,5	60 gr.
3.	2.395	9	42 gr.
B. — *Castrats incomplets* (à caractères sexuels secondaires mâles)			
4.	2.319	7,5	10 gr.
5.	3.180	4	6 gr.
6.	1.845	1,5	35 gr.
7.	2.151	1	9 gr.
C. — *Castrats incomplets* (à caractères de chapons)			
8.	2.645	0,7	201 gr.
9.	2.565	0,5	216 gr.
D. — *Castrats complets*			
10.	2.468	0	190 gr.
11.	2.539	0	165 gr.

Série II. — Coqs Orpington fauve, nés en août 1910, castrés en novembre 1910. Autopsiés en novembre 1911.

A. — *Mâle normal*

Numéros	Poids	Testicules	Graisse périabdominale
1.	3.985	28	10 gr.

B. — *Castrats complets*

2.	3.930	0	252 gr.
3.	4 014	0	190 gr
4.	3.620	0	90 gr.

Série III. — Coqs ayant subi une castration tardive.

	Poids	Testicules	Graisse périabdominale
N° 1. Castrat complet . . .	3.102	0	250 gr.
N° 2. Castrat avec régénération.	3.274	2	20 5r.
N° 3. Mâle témoin.	2.337	20	16 gr.

Tous ces chiffres autorisent à conclure que la privation des glandes génitales entraîne une adiposité exagérée. L'ablation n'a pas d'ailleurs besoin d'être absolument complète pour produire ce résultat ; comme pour les caractères sexuels secondaires, elle se produit quand la masse de parenchyme testiculaire est inférieure à 0 gr. 7 ; par contre, elle ne se produit pas et l'animal reste maigre quand la masse est supérieure à ce chiffre.

Il semble bien, au surplus, que cette adiposité ne se développe qu'à partir de la puberté, comme Bouin et Ancel l'ont montré dans des expériences faites sur des cobayes. L'adiposité du castrat apparaît ainsi comme liée à la fonction génitale déficiente.

2° *Hypothèse possible.* — Quelle est la cause de cette adiposité caractéristique ? quel peut être, à son sujet, le rôle empêchant des glandes génitales : c'est ce que nous avons voulu rechercher ?

Des expériences nombreuses, notamment celle de Soxhlet, ont montré que l'origine principale des graisses est dans les hydrates de carbone des aliments. Le fait est particulièrement net lorsque les animaux reçoivent presque exclusivement des aliments farineux : c'est le cas dans nos expériences, les sujets étant nourris avec des graines de céréales. Beaucoup d'auteurs, notamment Dastre, admettent en outre que la synthèse des

graisses, aux dépens des hydrocarbonés a son siège principal dans le foie. « Cette transformation des hydrates de carbone en « graisse, démontrée pour l'ensemble de l'organisme, a ses « conditions les plus favorables précisément dans le foie... Il y « a une fonction adipogénique comme il y a une fonction gly- « cogénique ». Etant donné cela, on peut se demander si l'adipogénie consécutive à la castration, ne résulte pas d'une augmentation de la fonction adipogénique du foie autrement dit, d'une *hyperactivité de la cellule hépatique*.

Mais d'autre part, on sait que le foie fait également subir aux hydrates de carbone, ou plus précisément, au glucose qui en résulte, une autre modification, la transformation en glycogène; cette substance s'accumule dans le foie et dans les muscles. S'il y a hyperadipogénie, chez le castrat, il ne peut manquer d'y avoir, parallèlement, hypoglycogénie par compensation. Autrement dit, le métabolisme des hydrates de carbone, chez le mâle normal, serait dirigé vers la glycogénie et chez le castrat vers l'adipogénie.

Pour en décider, il est nécessaire de rechercher s'il y a chez les castrats, une hypoglycogénie notable.

3° *Glycogénie des castrats.* — Cette hypoglycogénie pourrait affecter soit le foie, soit les muscles.

A. *Cas des muscles.* — L'hypoglycogénie musculaire a été étudiée et mise en évidence par Maignon. Expérimentant sur des cobayes, cet auteur a montré que la quantité de glycogène renfermée dans les muscles est influencée par la castration. Elle diminue de 1/8 environ : 142, en moyenne, au lieu de 165. Cette diminution ramène le castrat vers l'état de femelle où la teneur en glycogène est encore moindre (132). Maignon a établi en outre la dépendance vis-à-vis des glandes génitales en rétablissant la glycogénie normale chez les castrats, à l'aide d'injections de sucs testiculaires.

Expérience personnelle. — A titre de vérification, nous avons dosé le glycogène dans le muscle pectoral des quatre coqs adultes de la série II.

Quatre coqs Orpington fauve, nés en août 1910 ; trois sont castrés en novembre 1910. Les quatre animaux sont sacrifiés en novembre 1911, le matin. Nous déterminons la quantité de glycogène renfermée dans 20 gr. de muscle : la recherche est faite par le procédé de Pflüger abrégé.

	Poids de l'animal	Glycogène	0/0	Moyenne
	—	—	—	—
1. Mâle	3.985	0,29	1,45	
2. Castrat.	3.930	0,23	1,15	
3. Id.	4.014	0,28	1,40	1,18
4. Id.	3.620	0,20	1,00	

Le résultat de cette expérience est conforme aux résultats obtenus par Maignon, la réduction constatée étant ici de 1/6 environ.

Il convient de remarquer que les tissus du chapon sont envahis par la graisse qui s'infiltre partout, même entre les faisceaux musculaires. Il s'ensuit qu'à poids total égal, la masse de muscle fonctionnel (le seul qui renferme du glycogène) est beaucoup plus petite chez les chapons que chez les mâles. Dans ces conditions le glycogène musculaire total est encore plus réduit que ne l'indiquent les nombres de Maignon.

B. *Cas du foie.* — La question de l'influence de la castration sur la glycogénie hépatique a été étudiée par D. Brunet et Rolland. Ces auteurs ont constaté que, chez les bovidés, le sexe ou la castration n'entraînaient aucun changement dans la teneur du foie en glycogène.

Nous nous sommes livré aux mêmes recherches sur plusieurs séries d'animaux (coqs domestiques, faisans dorés et argentés, rats). Ces animaux sont sacrifiés dans des conditions comparables, le matin. Le foie est prélevé, débarrassé de la vésicule biliaire, puis pesé et dosé tout de suite.

Nous avons fait 36 dosages desquels il résulte que la proportion de glycogène n'est pas influencée par la castration. La cellule hépatique conserve, en l'absence des glandes génitales, son aptitude à former du glycogène et au même degré. L'hyperadipogénie générale consécutive à la castration ne peut donc être considérée comme résultant d'une hypoglycogénie hépatique.

4° *Indépendance des deux fonctions.* — Cette conclusion négative permet de supposer que l'adipogénie chez le castrat, est complètement indépendante de la fonction hépatique. Ce fait, qui mérite d'être l'objet de recherches complémentaires, est implicitement contenu dans une étude faite par Mlle C. Deflandre sur la fonction adipogénique du foie dans la série animale. Citons quelques conclusions :

« Chez les animaux supérieurs, on voit la graisse apparaître « dans le foie seulement au moment de la gestation et de l'allai- « tement chez la mère, pendant la vie utérine et les premiers « temps après la naissance chez le jeune animal. Chez la femelle « ovipare, on constate de même que les œufs sont entourés d'une « couche très riche en graisses et en lécithines (jaune d'œuf) et « que le foie de la mère est chargé de graisses et de lécithines « peu de temps avant l'époque de la ponte.

« Il ne s'agit pas d'ailleurs là d'un phénomène spécial à la « femelle, car, chez les mâles, on constate également une sur- « charge graisseuse des glandes génitales précédant la sperma- « togenèse » (p. 85).

Plus loin : « Il semble donc qu'une autre influence capitale « intervienne qui dirige le processus, et que la graisse alimen- « taire ne se fixe d'une façon permanente dans le foie que pour « un certain but, lequel est essentiellement intermittent.

« L'influence qui nous paraît prépondérante, à cet égard, tant « chez les animaux inférieurs qu'aux échelons les plus élevés de « la terre animale est celle de la reproduction.

« Cette hypothèse s'appuie, d'une part, sur certaines coïnci- « dences chronologiques, d'autre part sur les examens histolo- « giques et chimiques comparés des organes hépatique et « génital » (p. 103).

Plus loin encore : « Les serins n'ont de graisse dans le foie « qu'au moment de la ponte. Les poules, au moment de la ponte, « ont une certaine quantité de graisse dans le foie. De même, les « canards et les oies, même non engraissés, ont un foie assez « riche en graisses au moment de la reproduction ; les goélands, « les poules d'eau, les vanneaux ont également de la graisse au « printemps ».

Il semble résulter de ce fait que l'apparition de la graisse dans le foie se produit sous l'influence des glandes génitales et que cette apparition est liée à la préparation des matériaux nécessaires aux éléments reproducteurs.

II. Hypothèse relative à l'adipogénie. — Dans ces conditions, et sous réserve de vérifications ultérieures, nous admettons que l'adipogénie excessive du castrat est liée à la non utilisation des graisses. Chez le mâle comme chez le castrat, la

formation du tissu adipeux est une fonction banale du tissu conjonctif et l'un et l'autre possèdent cette fonction au même degré. Si l'animal est entier, il se produit, au moment de la reproduction, une mobilisation des graisses ; c'est la raison pour laquelle, comme l'a montré G. Smith pour la poule, la teneur du sang en graisse augmente au moment de la ponte ; cette graisse, reprise par le foie, y subit une élaboration qui la rend apte à être utilisée par les glandes génitales. Loisel considère le testicule comme un gros destructeur de graisses ; cette expression est encore plus vraie pour l'ovaire, surtout

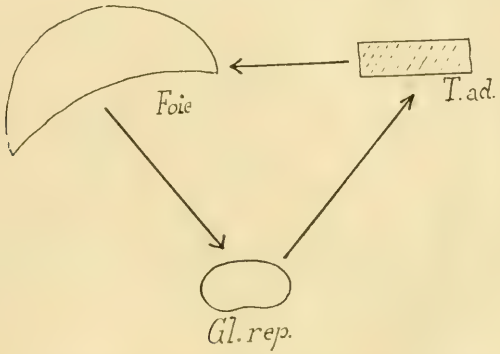


Fig. 79. — Relation entre glandes génitales, tissu adipeux, foie.

quand celui-ci élabore des œufs à vitellus abondant, ce qui est le cas chez les oiseaux. — S'il s'agit au contraire d'un castrat, la graisse n'est pas utilisée ; comme elle continue à s'accumuler dans le tissu conjonctif, elle provoque, au bout d'un certain temps, l'adiposité si caractéristique.

En tout cas, le fait que cette adiposité est consécutive à la castration, qu'elle est empêchée par les transplantations testiculaires ou qu'elle ne se produit pas si la castration est incomplète, permet de supposer que la mobilisation de la graisse chez un animal normal, au moment de la reproduction, a pour cause *une hormone sécrétée par les glandes génitales* (testicule ou ovaire) ; l'action de cette hormone serait le premier acte de l'évolution des graisses, dans leurs rapports avec la vie génitale. Il y aurait ainsi une interrelation remarquable entre glandes reproductrices, tissu adipeux et foie ; cette relation est schématisée dans la figure ci-contre (fig. 79).

*
* *

III. Rapport entre le foie et la surface du corps. — Cette manière d'envisager le rôle du foie a l'avantage de rendre compte d'une observation que nous avons faite maintes fois, au cours d'autopsies d'entiers et de castrats : il s'agit de la diminution relative du poids du foie chez les animaux privés de glandes génitales ; ou inversement, de son augmentation énorme chez les poules pondeuses, où le besoin de graisses vitellines est exagéré, en raison des dimensions de l'œuf proprement dit.

Rappelons tout d'abord, à ce sujet, que le rapport entre le poids du corps et le foie a fait l'objet de nombreuses recherches desquelles il découle que, chez les *adultes* de même espèce et de poids variable, le poids du foie est proportionnel à la surface du corps ; autrement dit, il y a la même quantité de surface du corps pour 1 gr. de foie ; par contre, ce rapport est variable quand on suit la *croissance d'un sujet*, le rapport en question va en diminuant au fur et à mesure que le poids augmente, autrement dit, la surface du corps correspondant à 1 gr. de foie diminue de la naissance à l'âge adulte.

Nous avons fait trois séries de mensurations portant : 1° sur des coqs entiers ; 2° sur des rats d'âge différent ; 3° sur des coqs castrés ; nous déterminons chaque fois le poids du corps, la surface du corps en appliquant la formule de Meeh : $S = 11{,}3 \sqrt[3]{P^2}$, le poids du foie, enfin le rapport entre la surface du corps et le poids du foie.

I. — *Coqs entiers adultes.*

Nombre d'animaux	Poids moyen	Surface	Foie	$\frac{S}{P}$ (en cm²)
1	3.985	28,40	47,0	60,4
3	2.267	19,50	33,6	58
2	2.805	22,47	38,0	59,1
3	2.117	18,63	38,5	48,9
1	2.373	19,96	39,6	50,4

II. — *Rats en évolution.*

Nombre d'animaux	Poids moyen	Surface	Foie	$\frac{S}{P}$ (en cm²)
—	—	—	—	—
1	31,2	1,12	1,30	86,1
1	58,5	1,70	2,60	65,5
1	69,7	1,91	3,30	58,0
4	73,6	1,98	3,97	50,0
1	86,5	2,21	5,55	40,0
3	95,5	2,36	4,85	48,6
1	136,0	2,98	7,40	40,2

III. — *Coqs castrés (adiposité exagérée).*

Nombre d'animaux	Poids moyen	Surface	Foie	$\frac{S}{P}$ (en cm²)
—	—	—	—	—
3	3.855	27,78	39	71,2
2	2.503	20,83	28,5	73,0
1	3.102	24,13	35	68,9
2	2.605	21,37	26	82,2

De ces chiffres, il ressort que, si les relations indiquées précédemment se vérifient en ce qui concerne les entiers adultes et les jeunes en voie de croissance, *elle est en défaut si l'on compare les entiers adultes aux castrats adultes ;* le rapport $\frac{S}{P}$ est plus grand chez ces derniers : la variation que l'on constate chez un animal en voie de développement existe aussi entre coqs et chapons.

La raison même de la variation du rapport $\frac{S}{P}$ durant la croissance n'a pas fait l'objet de recherches systématiques. Tout au plus Ch. Richet émet-il une hypothèse à ce sujet. Si les jeunes ont moins de foie que les adultes, proportionnellement à leur surface, « c'est, suivant Richet, que chez eux, les fonctions « hépatiques sont moins importantes que chez l'adulte, les opé- « rations chimiques moins actives — et alors le volume du foie, « qui se conforme aux exigences physiologiques est moindre « chez eux que chez l'adulte — à moins toutefois, ce qui est à « la rigueur possible, que l'activité de la cellule hépatique soit « pour un même poids de tissu, plus grande chez eux que chez « l'adulte ».

En réalité, il y a bien exigence physiologique moindre chez le

jeune que chez l'adulte ; et cela tient au non fonctionnement des glandes génitales ; chez le castrat, où ces glandes sont absentes, le foie reste à l'état infantile et le rapport $\frac{S}{p}$ y conserve la valeur qu'il possède durant la jeunesse, au moment où vont évoluer les glandes génitales.

Une courte statistique de contre-épreuve nous est fournie par les chiffres relatifs à 7 animaux : 2 coqs et 5 poules, sacrifiés en mai 1913.

	Numéros	Remarque	Poids	Surface	Foie	$\frac{S}{p}$	Graisse abd.
	—	—	—	—	—	—	—
Coqs . .	1	—	1.952	17,6	31 rouge	56,6	55 gr.
	2	—	2.385	19,6	32 rouge	61,2	Quelq. gr.
Poules . .	3	ov. inc.	2.810	22,5	57 pâle	39,4	240
	4	ov. inc.	1.615	15,5	49 pâle	31,7	énorme
	5	Tem.	2.602	21,3	92 pâle	23,2	190
	5 *bis*	Tem.	2.470	20,6	58 pâle	35,6	182
	6	Couveuse	1.330	13,6	27 rouge	50,5	80

Chez la poule normale, où le rôle physiologique du foie est exagéré, en ce qui concerne la reproduction, nous trouvons une quantité de foie très grande par rapport au poids de l'animal ; ce fait se traduit par une diminution sensible du rapport $\frac{S}{p}$ comparé à celui des mâles entiers. Le seul cas aberrant est celui de l'animal n° 6 : il convient de remarquer qu'il s'agit ici d'un animal présentant de vifs instincts d'incubation : l'ovaire est en repos provisoire (vérifié à l'autopsie) ; de plus, le foie présente une couleur rouge foncé dénotant l'absence de graisses destinées à la reproduction.

*
* *

IV. Conclusions. — La castration amène, chez les animaux mâles, une *diminution du glycogène musculaire* ; cette diminution n'est pas le résultat d'une diminution correspondante de la glycogénie hépatique. Par contre, la castration a pour conséquence *un développement exagéré du tissu adipeux.*

Chez l'entier, le tissu adipeux est *mobilisé* périodiquement, grâce à une hormone sécrétée par les glandes génitales, en vue de la préparation dans le foie, des matériaux servant à la repro-

duction. Le castrat s'engraisserait parce qu'il ne peut plus mobiliser le tissu adipeux qu'il continue à former.

La castration retentit également sur le développement pondéral du foie ; relativement au poids du corps, cet organe est moins gros chez les castrats que chez les entiers; si l'on calcule le rapport du poids du foie à la surface du corps, on voit que ce rapport conserve, chez les castrats, la même valeur que chez les sujets impubères; *le déficit hépatique des castrats résulte de l'absence de métabolisme reproducteur. Il y a ainsi une interrelation génito-adipo-hépatique.*

CHAPITRE XI

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Conclusions d'ordre théorique. — Conclusions expérimentales. — Action de l'harmozone testiculaire. — Remarques histologiques. — Constance de l'action de l'harmozone testiculaire. — Classification des caractères sexuels secondaires des Gallinacés. — Inversion sexuelle. — Foie et glandes reproductrices. — Généralisation : croissance et évolution.

I. Conclusions théoriques. — De l'ensemble des faits exposés, il résulte nettement que l'appréciation exacte des caractères sexuels secondaires nécessite une étude cinématique comparée, qui doit se poursuivre pendant des mois et même pendant des années : si l'on se borne à des observations espacées, fragmentaires, pour ainsi dire, on risque de prendre une différence provisoire ou individuelle pour un résultat définitif et de conclure à faux. Autrement dit, un phénomène de croissance est défini, non par quelques points, mais par une courbe continue qui permet d'en calculer la grandeur et la vitesse (tangente à la courbe en un point donné).

Les travaux antérieurs relatifs à l'allongement des ergots illustrent d'une façon concrète notre manière de voir. Si tant d'observateurs ont abouti, dans cette recherche, pourtant fort simple, à des conclusions contradictoires, c'est parce qu'ils ont pris des différences dues à des retards de croissance pour des résultats

expérimentaux. La vitesse de croissance qui reste la même dans tous les cas, lève toute incertitude à cet égard.

Dans le même ordre d'idées, les tracés relatifs à la crête permettent une analyse exacte des facteurs qui agissent sur cet organe : la croissance normale, la croissance conditionnée par l'harmozone testiculaire, l'augmentation due à l'infiltration adipeuse contemporaine de la ponte, se traduisent chacune par un segment de courbe d'une allure spéciale qui fournit une traduction imagée du phénomène et permet d'identifier la cause agissante.

Enfin, l'étude mathématique des courbes de croissance ne peut manquer d'aboutir à des constantes particulièrement suggestives, soit qu'elles nous permettent d'évaluer numériquement l'action des hormones ou qu'elles nous renseignent sur les facteurs de la croissance.

*
* *

II. Conclusions expérimentales. — L'ensemble de nos résultats expérimentaux permet de conclure à l'existence de l'harmozone testiculaire. Nous pouvons en outre déterminer exactement l'étendue et la valeur de son action. L'ovariotomie de la poule nous a fourni une vérification *a posteriori* de cette action ; enfin, nous avons mis en évidence une interrelation entre les glandes génitales et le foie.

1° *Action de l'harmozone testiculaire.* — *a*) La castration, chez le coq domestique, n'influe pas de la même façon sur les caractères sexuels secondaires du coq. Elle empêche le développement des organes érectiles (crête, barbillons, oreillons) qui restent petits, pâles, exsangues ; elle empêche également l'apparition de l'instinct sexuel et du chant. Par contre elle n'a aucune influence sur le développement du plumage et des ergots. *Les ergots croissent avec la même vitesse chez les castrats et chez les mâles ; le plumage acquiert le même aspect et les mues continuent à se produire chez le castrat, avec la même régularité.*

La castration chez le faisan doré et chez le faisan argenté a fourni des résultats semblables : *le plumage n'est nullement modifié à la suite de l'extirpation des glandes génitales ; par*

contre, l'instinct sexuel n'apparaît pas ; la crête et les barbillons restent petits chez le faisan argenté.

b) Quand la castration est effectuée sur les coqs adultes, elle ne modifie en rien les poussées ultérieures du plumage et la croissance des ergots; par contre, elle entraîne la disparition complète de l'instinct sexuel et du chant, en même temps qu'elle provoque la régression des organes érectiles. Cette régression suit immédiatement la castration, tandis que l'instinct sexuel et le chant survivent quelques jours encore. La régression en longueur de la crête s'effectue suivant une loi simple que nous traduisons par la formule :

$$L = l + \frac{1}{2} c (\theta - t)^2.$$

L étant la longueur de la crête au temps t (compté à partir de l'opération), l la longueur que prendra la crête à la fin de la régression, θ la durée de la régression ; c une constante dite constante de régression, facile à calculer.

c) Chez le castrat, on peut, par des transplantations de tissu testiculaire, faire apparaître l'instinct sexuel et le chant et provoquer le développement rapide de la crête ; d'ailleurs, les insuccès dans les tentatives de castration conduisent parfois à des transplantations accidentelles. *Nous avons montré que les nodules transplantés n'ont pas un effet morphogène immédiat : leur action se fait sentir au bout de quelques semaines seulement.*

Comme pour les autres glandes à sécrétion interne il suffit d'une petite quantité de tissu pour obtenir l'effet morphogène, le minimum efficace de tissu testiculaire est de 0 gr. 5 environ. *A l'inverse de ce qui est communément admis, il nous a semblé que l'effet n'est jamais fractionné : ou bien il se produit totalement, ou bien il ne se produit pas du tout.* Toute autre constatation peut provenir de ce que l'observation est faite à un moment où l'organe est encore en voie d'évolution et que l'effet n'est pas encore totalement produit.

d) *Chez les castrats, on peut également faire apparaître les caractères sexuels secondaires en injectant du suc testiculaire préparé par macération aqueuse de la glande interstitielle du porc.* Ces caractères s'épanouissent complètement, mais ils régressent dès la cessation des injections. Ainsi se trouve

démontrée la spécificité physiologique de la sécrétion interne testiculaire, opposée à sa spécificité zoologique.

2° *Remarques histologiques.* — L'existence d'une sécrétion interne testiculaire est décelée par la présence, dans la glande génitale mâle des gallinacés, de cellules chargées de produits de sécrétion : graisses et pigments. Ces graisses et ces pigments sont particulièrement abondants dans le tissu interstitiel du faisan doré jeune.

Il ne semble pas toutefois que la spécialisation histologique soit poussée, chez les Oiseaux, aussi loin que chez les Mammifères : en effet le tissu interstitiel est absent chez les coqs adultes et chez les faisans dorés adultes en période d'activité sexuelle, c'est-à-dire à un moment où l'harmozone est plus nécessaire que jamais. Nous admettons, avec Loisel, que la sécrétion interne est aussi bien élaborée par les cellules séminales (cellules reproductrices et éléments de Sertoli). Au surplus, des îlots étendus de tissu interstitiel se reforment, en hiver, chez le faisan doré, en pleine période de repos sexuel.

3° *Mode d'action.* — L'harmozone testiculaire provoque la croissance des organes érectiles et ceux-ci atteignent, sous son influence, une dimension et un aspect bien différents de ce qu'on observe chez le castrat. *La différence entre la crête sexuée et la crête neutre mesure l'action morphogène de l'harmozone* et la valeur obtenue s'applique virtuellement aux autres caractères dépendant du testicule : c'est ce que nous avons appelé le *potentiel sexuel.* A vrai dire, l'harmozone testiculaire se comporte comme une cause qui provoque et maintient un certain équilibre ; sa suppression est suivie d'un déplacement immédiat de l'équilibre ; entre les deux positions d'équilibre, le caractère est en mouvement dans un sens déterminé : cependant, il peut exister de faux équilibres (*Piranga erythromelas* en plumage anormal).

4° *Ovariotomie de la poule.* — La question des caractères sexuels secondaires du coq non conditionnés par le testicule nous a amené à pratiquer l'ovariotomie de la poule. *Cette opération a provoqué immédiatement l'apparition des ergots chez les animaux opérés ; en outre, elle a déclenché une métamorphose du plumage, qui a pris des caractères mâles ; cette métamorphose ne s'est produite que plusieurs mois après.* Poules

ovariotomisées et chapons ont le même aspect ; ils réalisent, d'une façon concrète, l'idée de la forme neutre, émise par TANDLER et GROSZ.

5° *Classification.* — Etant donnés ces résultats, les caractères sexuels secondaires des coqs et d'une façon générale des Gallinacés doivent être classés de la façon suivante :

A. — *Caractères mâles, conditionnés par l'harmozone testiculaire.*

Grand développement des organes érectiles (crête, barbillons, oreillons).
Instinct batailleur vis-à-vis des autres coqs.
Instinct sexuel.
Chant.

B. — *Caractères femelles, conditionnés négativement par l'ovaire.*

Plumage terne de la poule (ni lancettes, ni camail, ni faucilles).
Absence d'ergots.

Il en résulte que, pour produire l'inversion sexuelle externe d'un coq ou d'une poule, il est nécessaire de faire l'ablation des glandes génitales de l'animal et d'introduire ensuite du tissu de la glande sexuelle inverse.

Nous avons essayé de réaliser des transplantations croisées ; le résultat obtenu n'a pas été très net, les ablations neutralisantes préalables ayant été incomplètes : nous avons pu arrêter toutefois, chez le mâle, la croissance des ergots et provoquer chez la femelle la croissance rapide de la crête.

6° *Gynandromorphisme.* — Les transplantations croisées nous ont conduit à une interprétation du gynandromorphisme, dont nous discernons trois causes possibles :

a) *Hybridation* : Ex. : faisans à glande sexuelle absente.

b) *Arrhénoïdie* : Ex. : faisane à ovaire atrophié (en voie de masculinisation).

c) *Duplicisme* : Gynandromorphe symétrique hétérosexuel.

Aucun de ces cas ne constitue un argument irréductible contre la théorie des hormones; le cas du pinson de Max Weber notamment, s'explique aisément si l'on admet qu'une harmozone ne peut agir sur un animal du sexe opposé que si cet animal est préalablement neutralisé par ablation de ses glandes génitales. Cette manière de voir est appuyée et par les expériences de parabiose de Morpurgo et par les observations de Lillie sur le freemartin.

7° *Rapport avec le foie.* — Nous avons été conduit à rechercher la cause du développement exagéré de la graisse chez les castrats. Après avoir vérifié que le glycogène musculaire est moins abondant chez le castrat que chez le mâle, nous avons établi que le glycogène hépatique était à peu près en quantité égale dans les deux catégories. D'autre part, il est acquis que le foie ne se charge de graisse qu'au moment de la reproduction, principalement chez les animaux à métabolisme sexuel intense comme les oiseaux. *Dans ces conditions, nous admettons que la graisse se forme naturellement chez le castrat comme chez le mâle, en différents points du tissu conjonctif; tandis qu'elle est mobilisée chez le mâle, au moment de la reproduction, elle continue à s'accumuler chez le castrat. La mobilisation des graisses aurait lieu sous l'influence de l'harmozone testiculaire; le castrat est un animal qui, tout en continuant à accumuler du tissu adipeux, a perdu le pouvoir de l'utiliser.*

Comme le foie n'aurait plus à élaborer les graisses de la reproduction, il en résulterait, pour lui, une diminution fonctionnelle assez importante. *Cette diminution physiologique est en rapport avec une diminution pondérale de l'organe chez le castrat; son rapport, relativement à la surface du corps conserve une valeur semblable à celle que fournissent les jeunes.*

*
* *

III. Généralisation. — En définitive, l'harmozone testiculaire joue un rôle dans l'acquisition de quelques caractères morphologiques et psychiques; elle en règle l'évolution, les dirige et les maintient. Elle est la condition essentielle de l'équilibre sexué chez le mâle complet.

Si nous considérons l'organisme *adulte* comme un *complexe*

d'équilibres stables, nous pouvons nous demander s'il ne convient pas de généraliser la notion acquise à propos des caractères conditionnés par le testicule, et de voir, dans *tout phénomène de croissance, une tendance à la stabilité dirigée par un processus harmozonique*, que l'harmozone agisse directement, en apportant les matériaux même de l'assimilation (ce qui nous paraît peu probable), qu'elle agisse comme catalyseur de réactions synthétiques (ce qui est plus plausible) ou enfin que son action se produise par l'intermédiaire du système nerveux.

D'autre part, les théories de l'évolution supposent des modifications organiques progressives qui ont amené la transformation des espèces animales par croissance ou atrophie d'organes. L'influence du milieu, du genre de vie, de l'habitude constituent, en dehors de la reproduction sexuée, les causes possibles des variations individuelles. On peut se demander si l'action de ces différents facteurs ne se porterait pas tout d'abord sur les harmozones, directrices des processus morphogénétiques. En effet, un équilibre ne peut être modifié si une perturbation n'a pas troublé auparavant la cause qui le maintient : d'autre part, toute cause agissant sur une glande endocrine retentit d'une façon profonde sur tout l'organisme. *Le mécanisme de l'évolution nous apparaîtrait alors comme une modification d'équilibres physiologiques, rendue possible par une variation préalable des hormones à action morphogène, dont l'harmozone génitale nous offre un des exemples les plus précis.*

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Apert. — Dystrophies en relation avec les lésions de capsules surrénales. Hirsutisme et progeria. *Bull. de la Soc. de Pédiatrie de Paris*, XII, 1910.

Aristote. — *Histoire des animaux*, trad. par Barthélémy Saint-Hilaire, t. II, liv. VII et liv. IX.

Beebe. — Preliminary report on an investigation of the seasonal changes of color in Birds. *Amer. Natur.*, 42, 34, 1908.

Bergonié. — Actions pathogènes der agents physiques. *Nouveau Traité de Pathologie générale* de Bouchard et Roger, t. I, p. 831-848. Paris, 1912.

Berthold. — Transplantation des Hoden. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Phys. Abt.* S 42, 1894.

Bichat. — *Anatomie générale*, t. IV, 1830, p. 271.

R. Blanchard — Virilisme et Inversion des caractères sexuels. *Bull. Ac. Méd. Paris*, 18 juillet 1916.

Bordeu. — *Du sang*, XLI, p. 957. *Œuvres*, t. II, Ed. Richerand, 1818.

P. Bouin et P. Ancel. — Recherches sur les cellules interstitielles des Mammifères. *Arch. de Zool. exp. et gén.*, 1, 1903.

P. Bouin et P. Ancel. — Recherches sur la signification physiologique de la glande interstitielle chez les Mammifères *Journal Physiol. et Path. gén.*, VI, 1904, C.

P. Bouin et P. Ancel. — Action de l'extrait de glande interstitielle du testicule sur le développement du squelette et des organes génitaux. *C. R. Ac. Sciences*, 232-234 et 298-299, 1906.

Bouin et Ancel. — Sur la ligature des canaux déférents chez les animaux jeunes. *Soc. de Biol.*, I, p. 284, 1904.

D. Brunet et C. Roland. — Influence du sexe et de la castration sur la quantité de lipoïdes de la bile des Bovidés. *C. R. Ac. Sciences*, 17 juillet 1911.

Buffon et Daubenton. — *Histoire naturelle générale et particulière*, t. VI, p. 80, 1756.

Bresca Giov. — Experimentelle Untersuchungen über die sekundären Sexualcharaktere der Tritonen. *Arch. f. Entw. Mech.*, XXIX, 3/4 Heft, 403, 431, 3 fig., 1910.

H. Busquet. — Existence chez la grenouille d'un centre médullaire permanent présidant à la copulation. *C. R. Soc. Biol.*, mai 1910.

M. Caullery. — *Les Problèmes de la sexualité*. Paris, 1913.

Ch. Champy. — Recherches sur la spermatogenèse des batraciens et les éléments accessoires du testicule. *Arch. Zool. et gen.* LII, 13-303. 1913.

F. des Cilleuls. — A propos du déterminisme des caractères secondaires chez les Oiseaux. *C. R. Soc. Biol.*, LXXIII, 28, 1912.

Ch. Cornevin. — *Traité de Zootechnie générale*. Paris, p. 217, 1891.

Dastre. — *In Dictionnaire de Physiologie* de Ch. Richet. Art. « Foie », p. 796-799.

Mlle C. Deflandre. — La fonction adipogénique du foie dans la série animale. Thèse. Paris, 1903.

Dor, Maisonnave et Monziols. — Ralentissement expérimental de la croissance par l'opothérapie orchitique. *C. R. Soc. Biol.*, LVII, 673, 1905.

C. Dupuytren. — Note sur le développement du larynx dans les eunuques. *Bulletin des Sc. soc. philomatique*. Paris, 111, 143, 1811.

A. Foges. — Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. *Arch. f. ges. Physiol.*, 39-58, 1902.

Gallais. — Le syndrome génito-surrénal. Paris, 1914.

Angel Gallardo. — Variation temporaire des caractères sexuels secondaires chez une femme multipare. *Bull. Scient. Fr. Belg.*, t. XLVI, 1912.

Geoffroy Saint-Hilaire. — *Essais de zoologie générale*, p. 493-514, 1841.

A. Giard. — Comment la castration retentit-elle sur les caractères sexuels secondaires. *C. R. Soc. Biol.*, LVI, 4, 1904 *a*.

A. Giard. — Œuvres diverses, I, *Biologie générale*, Paris, 1911.

E. Gley. — Relations entre les organes à sécrétions internes et les troubles de ces sécrétions. Rapport présenté au XVIIth. *International Congress of Medicine*. London, 1913.

H.-D. Goodale. — Some Results of Castration in Ducks. *Biol. Bull.*, XX, N° 1, 35-66, 1910.

H.-D. Goodale. — *Amer. Naturalist.*, p. 159, 1913.

H.-D. Goodale. — A feminized cockerel. *Journ. of Exp. Zool.*, 20, p. 421, 1916.

Hippocrate. — Opera, lib. VI, sect. VIII, Epid. aphor., 76, sect. IV.

J. Hunter. — Account of an extraordinary Pheasant. *Philos. Trans.*, LXX, 527-535, 1780.

Kellog. — Influence of the Primary Reproductive Organs on the Secondary Sexual characters. *Journ. Exp. Zool.*, N° 4, 1904.

Kopec. — Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. *Arch. f. Entw. Mech.*, XXXIII, 1911 *b*.

Korschelt. — Sur un cas de plumage de mâle chez une cane domestique. *Bull. scient. France Belg.*, 19, 110, 1888.

Larcher. — Contribution à l'histoire des femelles d'oiseaux chez qui se développent les attributs extérieurs du sexe mâle. *Bull. Soc. cent. méd. vét.*, 15 juin 1916.

Launois et P. Roy. — Gigantisme et castration. *Rev. internat. méd.*, 1903.

L. Lereboullet. — Contribution à l'étude des atrophies testiculaires et des hypertrophies mammaires observées à la suite de certaines orchites (féminisme). *Gaz. hebdom. des sc. méd. Bordeaux*, 1877.

Frank R. Lillie. — The theory of the free-martin. *Science*, 25 avril 1916, p. 611-613.

A. Lœwy. — Neuere Untersuchungen zur Physiologie der Geschlechtsorgane. *Erg. d. Physiol.*, II, 1903.

G. Loisel. — Etudes sur la spermatogenèse chez le moineau domestique. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, n° 2, 1900, n° 2, 1902.

G. Loisel. — Sur le lieu d'origine, la nature et le rôle de la sécrétion interne du testicule. *C. R. Soc. biol.*, 1902, p. 1034.

F. Maignon. — Influence des glandes génitales sur la glycogénie. *C. R. Ac. Sc.*, CL, n° 11, 721-724, 1910.

F.-H.-A. Marshall. — Effets de la castration et de l'ovariotomie sur les moutons. *Soc. Roy. Londres*, 15 février 1912.

Joh. Meisenheimer. — Über die Wirkung von Hoden und Ovarial-Substanz auf die Sekundären Geschlechtsmerkmale d. Frosches. *Zool. Anzeiger*, XXXVIII, n° 2, 53-60, 1911.

Joh. Meisenheimer. — Ergebnisse einiger Versuchsreihen über Extirpation und Transplantation der Geschlechtsdrüsen bei Schmetterlingen. *Zool. Anz.*, XXXII, n°s 12, 13, 1907.

Morgan. — Demonstration of the appearance after castration of cock-feathering in a hen-feathered cockerel. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, XIII, 1915, p. 31-32.

B. Morpurgo. — Sulle parabiosi di mammiferi di sesso diverso. *Arch. Fisiol.*, VI, n° 1, 27-32, 1909.

Nussbaum. — Sitzungsber. Niederrh. Gesellsch., 1904. 1906. *Ergeb. Anat. und Entwick. gesch.*, t. XV, 1906.

J.-Th. Oudemans. — Falter aus kastrierten Raupen, wie sie aussehen und wie sie sich benehmen. *Zool. Jahrb. Abt. Syst.*, XII, 71-88, 1898.

Pearl et Curtiss. — Studies on the physiology of Reproduction in the domestic fowl. *Biol. Bull.*, 17, 271, 1909.

Pirsche. — Influence de la castration sur le développement du squelette. Thèse de Lyon, 1902.

E. Pittard. — La castration chez l'homme, modifications qu'elle entraîne dans les divers segments du corps. *C. R. Ac. Sciences*, 6 juin 1911.

Poll. — Zur Lehre von den sekundären Sexualcharakteren. *Sitzber. gesell. Nat. Freunde.* N° 6, 1909.

Regaud et Blanc. — Action des rayons X sur les diverses générations de la lignée spermatique. *Soc. de Biol.*, II, p. 163, 390, 653, 731, 1906.

Regaud et Dubreuil. — Action des rayons Rœntgen sur le testicule. *Soc. de Biol.*, II, p. 647, 1907; II, p. 393,190 8.

E. Retterer et A. Lelièvre. — Pénis des chats entiers et châtrés. *Journ. Anat. et Phys.* N° 1, p. 24-75, 1914.

Richon et Jeandelize. — Influence de la castration et de la résection du canal déférent sur le développement des organes génitaux externes chez le jeune lapin. Rôle des cellules interstitielles de testicules. *Soc. de Biol.* (Réunion de Nancy), p. 1685, 1903.

Rörig. — Welche Beziehungen bestehen zwischen den Reproduktionsorganen der Cerviden, etc. *Arch. f. Entw. Mech.*, t. VIII, 382, 1899.

Rörig. — Uber die Geweihentwicklung und Geweibildung. *Arch. f. Entw. Mech.*, t. X, p. 525, 1900; t. XI, p. 61, 1901.

Sellheim. — Kastration und Knochenwachstum. *Beitr. z. geburtsh. u. Gynäk.*, 11, n° 2, 1899.

Sellheim. — Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. *Beitr. z. Geburtsh. u. Gynäk.*, 1, n° 2, 1898.

Sellheim. — Kastration und sekundäre Geschlechtscharaktere. *Beitr. z. Geburtsh. u. Gynäk.*, V, n° 3, 1901.

S.-G. Shattock et C.-G. Seligmann. — True Hermaphroditismus in a fowl. *Journ. of Physiol.*, XXIX, p. 10, 1903.

G. Smith. — Studies in the Experimental Analysis of Sex. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, t. LV 1910, t. LVI 1911.

G. Smith. — Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Monog. 29, 1906.

G. Smith. — On the Cause of the Fluctuations of the Fowl's Comb. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, LVII, n. I, 45-51, 1911 *b*.

E. Steinach. — Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen. *Zentralbl. f. Physiol.*, XXIV, n° 13, 1910

E. Steinach. — Umstimmung des Geschlechtscharakters bei Säugebieren dursch Austausch der Pubertätsdrüsen. *Zentralbl. f. Physiol.*, XXV, n° 17, 1911.

E. Steinach. — Willkürliche Umwandlung von Saügetier-Männchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Charakteren und weiblicher Psyche. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.*, CXLIV, 1912.

Tandler et Grosz — Uber den Einfluss der Kastration auf den Organismus. *Arch. f. Ent. Mech.*, t. XXVII (1909); t. XXX (1910 *a*).

Tuffier. — Un cas de virilisme surrénal. *Bulletin de l'Acad. de Méd.*, p. 726, 1914.

Villemin. — Rayons X et activité génitale. *C. R. Ac. des Sciences*, 19 mars 1906.

C.-E. Walker. — Experimental Injection of Testicular Fluid, etc. Johns Hopkins Hosp., *Bull.*, XI, 1900.

Max Weber. — Uber einen Fall von Hermaphroditismus bei Fringilla cœlebs. *Zool. Anz.*, XIII, 508, 1890.

Yarrel. — On the change in the plumage of some Henpheasants. *Phil. Transactions*, p. 268-275, 1827.

PLANCHE I

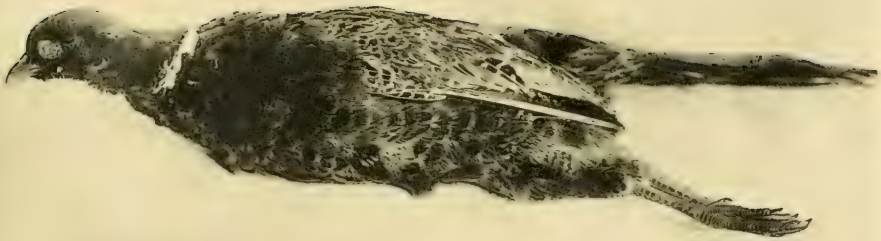
EXPLICATION DE LA PLANCHE I

---

1. *Faisan gynandromorphe* (mélange de caractères mâles et de caractères femelles) : dominante mâle. Testicule à structure embryonnaire.

2. *Faisan gynandromorphe* (mélange de caractères mâles et de caractères femelles) dominante femelle. Aucune trace de glande génitale.

3. *Faisane gynandromorphe* (mélange de caractères mâles et de caractères femelles), dominante mâle. Ovaire réduit à une ébauche génitale indifférenciée.



Phot. Pézard. Imp. Catala frères, Paris.

Faisans gynandromorphes.

J. PANTEL et R. de SINÉTY

RÉACTION CHROMATIQUE ET NON CHROMATIQUE

DE QUELQUES PHASMIDES (ORTHOPT.)

AUX EXCITATIONS DÉPENDANT DE LA LUMIÈRE [1]

SOMMAIRE

Pages

INTRODUCTION 180

I. CHEZ LES *CARAUSIUS*, la proportion des individus brun sombre ou noirs augmente sous l'influence d'une obscurité ménagée. . 181
a. Rappel bibliographique 181
b. Expériences de Mac Bride et Jackson, leur conclusion . . 182
c. Expériences personnelles 184
1. Sur *Carausius morosus* 185
2. Sur *Carausius furcillatus* 185

II. CHEZ *BACILLUS ROSSII* ET *DONUSA PROLIXA* l'apparition d'individus non verts n'est pas favorisée par l'obscurité, elle l'est par une réduction modérée de la clarté du jour 186
a. Principales variétés de couleur de *Bacillus Rossii* . . . 187
b. Elevage à divers éclairements 188
a'. Principales variétés de couleur de *Donusa prolixa* . . . 189
b'. Elevage à divers éclairements. 190
c. Conclusions 192

III. IL PARAIT EXISTER, POUR LES DIVERS PHASMIDES CHROMATIQUEMENT SENSIBLES A LA LUMIERE, UN OPTIMUM DE CLARTÉ à partir duquel la proportion des individus bruns (type *Carausius*) ou non verts (type *Bacillus*) va en diminuant, que l'intensité d'éclairement augmente ou qu'elle diminue 192
Optimum dans le type *Carausius* 193
Optimum dans le type *Bacillus* 194
Conclusion 195
Comparaison avec les constatations faites sur les Crustacés. . 196
Interprétation des résultats de Mac Bride et Jackson . . . 197

IV. EN GÉNÉRAL UNE OBSCURITÉ MÉNAGÉE tend à renforcer ou du moins à conserver des teintes brunes ou rousses que le plein jour tend à affaiblir 197

[1] Avec la Planche II.

Pages

Intensification et affaiblissement des teintes brunes chez les *Carausius* 198
Intensification et affaiblissement des teintes ferrugineuses chez *Bacillus Rossii* 198
Conservation et affaiblissement des teintes rousses chez les *Donusa* 199

V. VARIATION RAPIDE ET PÉRIODIQUE DE LA COULEUR . . . 200
a. Quelques remarques sur *Carausius morosus* 201
Couleur des individus issus de femelles sauvages . . . 202
Variation périodique chez les larves 203
b. Variation périodique chez *Carausius furcillatus* . . . 204
c. Variation périodique chez *Bacillus Rossii*. 205
d. Variation périodique chez *Donusa prolixa*. 207
e. La variation périodique peut se superposer à une variation continue 208
f. Cycles de variation. 210
Notion 210
Caractères 211
Couleurs participantes 212
1. La variation périodique ne se présente pas chez les individus simplement verts. 212
2. La variation périodique n'est pas liée à une variété de couleur 213
g. La variation périodique normale est une réponse à la variation nychthémérale de la clarté du milieu 213
h. Les deux changements inverses ne correspondent pas à une même clarté du milieu. 216
i. La variation périodique normale est indépendante dans une large mesure de la clarté absolue du milieu 218
j. La variation périodique peut être limitée pour un même individu à une période de la vie évolutive 218
k. Les changements impliqués dans un cycle peuvent être provoqués par des excitations indépendantes de la lumière . . 219
l. Persistance du rythme à l'obscurité continuée. 221
m. Influence de l'aveuglement sur la variation périodique et sur la variation continue 222
n. Influence de l'affaiblissement sénile. 223
o. Comparaison avec la variation périodique des Crustacés. . 224
1. Pigments non cuticulaires dans les Crustacés et les Phasmides 226
2. Changements pigmentaires 228
α. Par transformation 228
β. Par néoformation ou destruction 229
γ. Situels 229
3. Tendance à la variation périodique 231
4. Caractères des cycles de variation 232
5. Etablissement de la livrée nocturne. 233
6. Influence du fond 233

VI. ADAPTATION CHROMATIQUE 234
a. Indications préalables empruntées aux Acridides. . . . 235

Pages

b. Indications directes fournies par les conditions de vie dans la nature 237
c. Indications empruntées aux expériences d'élevage . . . 238
1. Tendance à l'homochromie dans un élevage de *Carausius* prospère, au plein jour et sur feuillage vert . . 238
2. Tendance à l'harmonisation dans un élevage de *Carausius* au plein jour et sur feuillage pourpre 239
3. Homochromie en réponse à la couleur du fond chez les *Carausius* 242
d. Désharmonie éventuelle avec le support ou l'entourage. . 243
e. Choix d'un nouveau substratum ou d'un nouveau milieu. . 244
f. Facteur interne distinct de l'hérédité 246
g. L'adaptation chromatique suppose-t-elle toujours des réceptions oculaires ? 248

VII. PIGMENTS CUTICULAIRES. 250
a. Caractères généraux 250
b. Diverses sortes et distribution 251
c. Conclusions 255

VIII. REMARQUES ADDITIONNELLES sur le mélanisme des *Carausius* 255
a. Caractères habituels des *Carausius* mélaniques 255
b. Apparition du mélanisme 256
c. Affaiblissement et disparition 258
1. Chez la larve 258
2. Chez l'adulte 259
d. Comparaison avec le mélanisme d'autres Insectes. . . 261

IX. SUR LA COULEUR DES LARVES au premier stade postembryonnaire 262

X. RÉACTION NON CHROMATIQUE. 266
a. Texture tégumentaire en rapport avec la clarté du milieu ou la couleur du fond 267
b. Vitalité générale en rapport avec l'obscurité et la lumière rouge 269
1. L'obscurité même incomplète ralentit l'évolution postembryonnaire, au moins aux stades jeunes 269
2. L'obscurité même incomplète élève la mortalité larvaire, surtout aux stades jeunes. 270
c. Développement postembryonnaire en rapport avec l'aveuglement 272
1. L'aveuglement pratiqué sur la larve à partir des stades moyens tend à altérer le nombre normal des mues. . 272
2. L'aveuglement tend à accélérer le passage à l'état imaginal, même quand il ne modifie pas le nombre des stades larvaires 277
Conclusions générales. 278
Publications citées. 281

INTRODUCTION

Le *Carausius morosus* Br. tend visiblement à prendre place parmi les animaux de laboratoire. Il doit ce privilège en partie à son extraordinaire facilité d'élevage, qui le met partout et toute l'année à la portée des travailleurs, mais plus encore à la variété de questions biologiques ou anatomiques pour lesquelles on peut fructueusement lui faire des emprunts. Sa bibliographie propre s'enrichit avec rapidité.

C'est une récente publication concernant cette espèce et due à la collaboration du Prof. Mac Bride et de Miss Jackson qui a donné occasion aux pages suivantes.

Après une communication préliminaire faite à la Société Royale de Londres [1], ces auteurs ont fait paraître dans les *Proceedings* une étude *in extenso* (1915), intéressante d'ailleurs à divers points de vue, où, contrairement à ce que l'on pouvait considérer comme un résultat acquis, ils affirment que l'élevage à la lumière réduite n'augmente pas la proportion des individus bruns.

Notre principal objectif sera d'examiner, en elle-même et en tenant compte de quelques expériences nouvelles, la valeur de cette conclusion.

Notre travail, toutefois, ne se limitera ni à la seule espèce, ni au seul point de vue indiqués. Il nous a paru avantageux d'explorer plusieurs types et de grouper des renseignements qui peuvent utilement se compléter pour donner une idée de la réaction à l'excitant lumière, chez les Phasmides.

Les observations ont porté principalement sur quatre espèces, dont deux congénères, de la tribu des *Lonchodini* : *Carausius morosus* Br. et *C. furcillatus* Pant. [2] (Inde méridionale), et deux

[1] On peut voir dans la *Revue gén. des Sciences pures et appliquées*, 1915, p. 659, une analyse assez détaillée de cette communication.

[2] Espèce nouvelle décrite dans une étude systématique sur les *Carausius* des Palnis (Inde méridionale). *Ann. Soc. Ent. de Fr.* LXXXVI, 1917.

très éloignées de ce groupe, tant au point de vue des caractères zoologiques en général qu'à celui de la couleur et de la texture tégumentaires en particulier : *Bacillus Rossii* Fabr. (*Bacillini*, Europe) et *Donusa prolixa* Stal [1] (*Phasmini*, Chili) [2].

Gemert (Hollande), novembre 1917.

I

Chez les *Carausius*, la proportion des individus brun sombre ou noirs augmente sous l'influence d'une obscurité ménagée.

a) *Rappel bibliographique*

Dans son travail sur les Phasmides, de Sinéty (1901) a exposé les faits observés par lui dans l'élevage de *Dixippus morosus* [3] à l'obscurité presque totale ou sous verre rouge et à la pleine lumière du jour. Dans les deux premiers cas il a vu la moitié environ des larves en observation prendre, au voisinage de la troisième mue, une teinte successivement plus sombre, qui a

[1] Nous sommes redevables de cette intéressante espèce, élevée au laboratoire depuis plusieurs années déjà, au R. P. Félix Jaffuel, professeur au Collège des SS. C.. de Valparaiso. Que cet excellent ami, dont le concours nous est particulièrement précieux à plusieurs titres, veuille bien accepter ici l'expression de notre vive reconnaissance.

[2] Les idées de ce travail ont été arrêtées entre les deux signataires et les expériences principales ne sont que la reprise d'essais faits en commun. Si quelques autres ont dû être ajoutées tandis que mon collaborateur était mobilisé, il m'appartient de dire que cette circonstance n'atteint pas la réalité de sa participation à une recherche qui ne fait que continuer ses études antérieures. J. P.

[3] Pour rendre raison du fait que le Phasmide dont il s'agit est rapporté tantôt au genre *Carausius*, tantôt au genre *Dixippus*, Mac Bride et Jackson mettent en avant la distinction subtile des deux genres. En réalité, les investigateurs qui ont utilisé l'espèce comme sujet de recherches biologiques ou anatomiques ne semblent pas s'être inquiétés de cette question de nomenclature. On peut voir dans le travail déjà mentionné (Pantel, 1917) par suite de quelles circonstances extra-scientifiques la désignation *Dixippus morosus*, seule légitime en 1901, mais devenue fautive depuis la description de l'espèce par Brunner (*in* Brunner u. Redtenbacher 1908), s'est conservée dans plusieurs publications, non sans un détriment assez sérieux pour la précision scientifique. Nous n'emploierons le terme *Dixippus* que lorsqu'il sera nécessaire pour la référence à quelqu'une des publications dont il vient d'être parlé.

finalement abouti au noir franc ; il fait remarquer que ces teintes mélaniques ne se sont jamais montrées dans les cages où, à la même époque, il élevait à la pleine lumière des centaines de *morosus*.

Les observations biologiques de MEISSNER (1909) sur cette même espèce, parues quelques années après, contiennent diverses données relatives à ses changements de couleur. Notons, comme se rapportant plus directement au sujet, la forte opposition entre les individus bruns, venus dans une cage dont les parois, garnies d'une gaze métallique bleue, absorbaient une assez forte proportion de lumière, et les verts, élevés, les autres conditions demeurant les mêmes, dans un récipient en verre blanc.

Dans un travail portant directement sur le chromatisme de *Dix. morosus*. SCHLEIP (1911) distingue un grand nombre de variétés de couleur qui, toutes, à l'exception de la variété verte, seraient susceptibles de passer par les alternatives de teinte claire et de teinte obscure observées pour une seule par DE SINÉTY ; il admet qu'un séjour prolongé à l'obscurité abrège successivement la phase claire au profit de la phase obscure et finit par la faire disparaître. C'est bien dire, semble-t-il, sous une forme équivalente, que l'obscurité favorise l'établissement des teintes sombres. Pourtant, dans une étude complémentaire plus récente, SCHLEIP (1915) affirme en termes exprès que l'absence de lumière n'amène pas d'obscurcissement.

Pour étudier l'influence de l'obscurité et de la couleur du milieu, DOBKIEWICZ (1912) a élevé des *morosus* dans des cages formées de cadres de papier noir ou de couleur et recouvertes en dessus d'une épaisse gaze de couleur correspondante. Tous les individus venus en cage noire ou rouge ont finalement donné des adultes noirs [c'est la répétition des expériences de DE SINÉTY (non citées), avec cette différence que la proportion des individus noirs s'est élevée à 100 %].

b) *Expériences de* MAC BRIDE *et* JACKSON, *leur conclusion*

MAC BRIDE et JACKSON ont élevé le *C. morosus* à la pleine lumière, à la lumière réduite et à l'obscurité totale.

Dans les deux premiers cas, les individus en observation étaient

gardés dans des récipients de verre fermés par une mousseline simple (pleine lumière), ou dans de tels récipients fermés par une mousseline doublée et entourés de papier blanc (lumière réduite). Le résultat, que les observateurs n'enregistrent pas sans une visible satisfaction, a été qu'il y a eu moins de bruns à la lumière réduite qu'à la pleine lumière.

Pour réaliser l'obscurité totale, Mac Bride et Jackson ont eu recours à un dispositif ingénieux permettant, non seulement d'intercepter la lumière, mais encore de renouveler les provisions des insectes sans leur laisser voir le jour ; ils mettaient fin à une expérience quand ils jugeaient au toucher que les bêtes étaient adultes. Trois appareils de ce modèle reçurent chacun 50 larves venant de naître. Dans le premier, qui ne fut jamais ouvert jusqu'à la fin, 4 individus, 1 vert et 3 bruns, vinrent à bien. Le second fut ouvert par intervalles une minute ou deux, le temps de constater l'état des choses : 8 insectes y devinrent adultes et se montrèrent tous verts. Dans le troisième on donna comme nourriture des fèves germées, qui, se développant à l'obscurité, ne formaient pas de chlorophylle : un seul insecte survécut et se trouva être d'un vert vif.

Les auteurs concluent (nous omettons, comme ne nous intéressant pas ici, ce qui concerne les individus verts) :

« Rearing insects in reduced light does not increase the proportion of browns : there is no evidence in favour of the view that an insect becomes brown if reared in the shade » (*op. cit.*, conclusion 8).

C'est le démenti le plus décidé donné aux résultats rappelés plus haut, résultats que les auteurs n'ont mentionnés d'ailleurs que partiellement [1].

Les expériences n'obligeaient pas à tant. Pour les satisfaire il suffisait de constater qu'on n'était pas retombé sur les conditions dans lesquelles d'autres observateurs avaient obtenu des résultats différents. Vouloir faire dire davantage à une expérience négative serait donner dans un vice d'argumentation.

Nous pourrions nous arrêter sur ces remarques et considérer

[1] Le mémoire de Mac Bride et Jackson est en général très sobre de références. La liste bibliographique qui le termine ne contient, en plus de la Monographie des Phasmides de Brunner et Redtenbacher où le *Car. morosus* a été décrit, que les travaux de Meissner (1909), Schleip (1911) et de Sinéty (1901).

comme établie, par des expériences positives qui gardent leur valeur, l'assertion mise en tête de cette section. Nous exposerons néanmoins la nouvelle série d'expériences par lesquelles nous avons cru devoir la contrôler ; elles nous laisseront entrevoir, nous l'espérons, pourquoi les observateurs anglais n'ont pas pu constater l'influence favorisante de l'obscurité sur le développement des teintes sombres.

La récente assertion de Sculeip, justiciable en réalité de ces mêmes remarques, sera examinée plus directement dans une autre section.

c) *Expériences personnelles.*

Nous avons expérimenté parallèlement sur *C. morosus* et sur son congénère *C. furcillatus*.

Disons tout de suite que nous avons renoncé à l'élevage à l'obscurité totale, moins encore à cause des difficultés que présenterait la réalisation d'un dispositif approprié que pour ces deux autres raisons : 1° le procédé exposerait presque forcément les insectes à manquer de soins et de surveillance ; 2° les résultats correspondant à l'obscurité absolue ne sont pas nécessaires pour établir l'assertion combattue et seraient même nuisibles s'ils étaient envisagés trop isolément. Il suffira à notre but de comparer, avec les résultats de l'élevage à la pleine lumière du jour, ceux qu'on obtient à l'*obscurité ménagée* et à l'*obscurité presque totale*.

Ce que nous appelons *obscurité presque totale* est l'obscurité réalisée en introduisant la cage dans un sac en drap noir et en la tenant, ainsi protégée, dans une enceinte d'ailleurs obscure. On pourrait appeler cela obscurité totale sans cette circonstance que, tous les six ou huit jours, on ouvrait le tout, le temps de reconnaître l'état des insectes et de renouveler leurs provisions.

L'*obscurité ménagée* correspondra à l'intérieur d'une armoire basse forme bureau, s'ouvrant à contre-jour par rapport à l'unique fenêtre de l'appartement, et dont la porte demeure habituellement entrebaillée d'environ un demi-centimètre. Cette enceinte, constamment en service au laboratoire depuis plusieurs années,

interviendra souvent dans les pages suivantes sous la désignation de *chambre obscure à fente.*

1. Expériences sur *Carausius morosus.*

a) *Pleine lumière.* — 1. La population d'une cage spacieuse et bien approvisionnée, installée devant une fenêtre ouvrant à l'Est, comprend à la fin de juillet, après que 16 larves âgées, de couleur très verte, ont été prélevées, 63 adultes ou larves âgées (chez lesquelles la couleur peut être considerée comme définitive), savoir : 46 individus vert clair, 7 vert brun, 2 brun clair, 8 brun sombre ; cela donne pour la proportion des brun sombre un peu plus de 12 0/0.

2. Dans un autre élevage fait dans les mêmes conditions, le nombre des larves étant 30 au début, celui des adultes venus à bien a été 24, dont 22 verts et 2 brun sombre : la proportion des bruns a été un peu supérieure à 8 0/0.

b) *Obscurité ménagée.* — 1. Près de 50 jeunes, nés dans la seconde moitié de février ou la première de mars, sont installés à la chambre obscure dès l'éclosion. — 10 mai : tous les survivants ont fait leur deuxième mue et sont de couleur brun rougeâtre ; — 26 mai : tous sont de teinte marron, sauf 3 souffreteux qui ont pâli au lieu de se foncer ; — 25 juillet : 31 survivants, dont 11 adultes noirs ou d'un brun très sombre, 18 larves prêtes pour la dernière mue, noires ou brunes, une larve brun clair, 1 cendrée, plus 6 cadavres d'individus bruns ayant échoué dans la dernière mue : la proportion des bruns est d'environ 97 0/0.

2. Dans un deuxième élevage, tous les individus parvenus à l'état adulte, soit 31, ont été d'un brun très sombre.

c) *Obscurité presque totale.* — Environ 40 jeunes venant d'éclore sont mis en observation le 29 mars. — 10 mai : tous les survivants ont fait leur première mue et sont bruns ; — 31 mai : beaucoup ont fait la deuxième mue, quelques-uns sont verts, beaucoup brun gris ; aux derniers stades on observe un déchet considérable (cannibalisme) ; — 4 août : 10 survivants adultes, 1 vert clair, 4 mouchetés vert sombre, le reste brun sombre ; la proportion des bruns est d'environ 50 0/0.

2. Expériences sur *Carausius furcillatus.*

a) *Pleine lumière.* — D'après des expériences répétées, la plupart sinon la totalité des individus d'un élevage de la belle saison, en cage spacieuse bien éclairée et abondamment pourvue de feuillage, sont franchement verts.

b) *Obscurité ménagée.* — 1. Environ 40 jeunes, encore au stade I, sont mis en observation le 10 février. — 3 mai : tous ont fait au moins la première mue, presque tous sont d'un vert olivâtre ; — 16 mai : quelques-uns ont fait la troisième mue, plusieurs sont marron ; — 12 juin : tous ont fait la quatrième ou au moins la troisième mue, beaucoup sont couleur chocolat, plusieurs sont verts ; — 25 juillet : 28 survivants se décomposant ainsi : 11 adultes noirs ou d'un brun très sombre, 2 verts, 1 brun clair ; 10 larves prêtes pour la dernière

mue, noires ou brun très sombre, 1 verte variée de brun roux, 2 vertes, plus 6 cadavres d'individus noirs ou bruns ayant échoué dans la dernière mue ; si l'on tient la couleur des larves allant muer pour celle de l'adulte, on peut conclure que la proportion des bruns très sombres est de 27 sur 34, ou d'environ 79 0/0.

2. L'expérience ayant été reprise sur 31 larves écloses au commencement de juin, on a obtenu 16 adultes, dont aucun vert, 1 brun ferrugineux, 14 marron ou un peu ardoisés.

c) *Obscurité presque totale.* — Dans une première expérience, un lot d'environ 80 larves venant d'éclore a été mis en observation par fractions, du 5 au 15 mai. — 12 juin : beaucoup ont fait la deuxième mue, toutes sont vertes ; — 13 juillet : toutes ont fait au moins la troisième mue et toutes sont vertes ; — 31 août : la population se décompose ainsi : 28 adultes vivants dont 21 verts et 7 de couleur paille ou gris clair, plus un certain nombre de cadavres parmi lesquels 1 noir ; si on ajoute ce dernier aux individus vivants en le comptant comme brun sombre, on peut dire que la proportion des bruns a été de 1 sur 29, ou à peine plus de 3 0/0.

Une deuxième expérience a donné 7 0/0.

Nous reviendrons sur cet ensemble de résultats. Bornons-nous pour le moment à constater que la proportion des bruns a toujours été plus élevée à l'obscurité ménagée qu'aux autres conditions d'éclairement adoptées comme repères, ou en d'autres termes qu'une obscurité tempérée par une faible quantité de lumière favorise l'apparition d'individus bruns.

II

Chez *Bacillus Rossii* et *Donusa prolixa* l'apparition d'individus non verts n'est pas favorisée par l'obscurité, elle l'est par une réduction modérée de la clarté du jour.

C'est un fait presque général, parmi les Phasmides, que les représentants d'une même espèce peuvent être diversement colorés, ou appartenir, suivant une terminologie moins exacte peut-être qu'usuelle, à plusieurs variétés de couleur.

La série des livrées comprend d'ordinaire une couleur principale verte et un ensemble de couleurs de substitution non vertes, claires ou sombres. Mais ce trait commun n'entraîne pas l'uniformité dans tout le chromatisme : les couleurs sont extrêmement diversifiées, d'une espèce à l'autre, pour la nuance et la richesse de ton, même quand on est amené à les désigner par des

termes analogues ou identiques, et la sensibilité aux conditions d'éclairement est loin d'être partout la même ; nuances et sensibilité paraissent d'ailleurs liées à la texture du tégument.

Sans vouloir dépasser la portée des observations, encore commençantes dans ce domaine, on peut dire que les *Carausius* représentent, suivant une remarque déjà faite par DE SINÉTY (1901) d'après *morosus*, un type particulièrement sensible, à tégument mat et grenu ou ruguleux, dans lequel le vert fondamental est terne, la série des variétés non vertes comprenant entre autres les bruns très sombres et les noirs dont nous venons de nous occuper dans la section précédente. Beaucoup d'espèces, autant qu'on puisse baser une présomption sur l'état du tégument et la couleur des échantillons de collection, prendront place dans ce type.

Il existe d'autre part dans les tribus les plus diverses, notamment chez les *Bacillini* et les *Clitumnini* auxquels appartiennent nos Phasmides européens, un grand nombre d'espèces à tégument lisse, chez lesquelles le vert fondamental, souvent riche et vif, a une teinte vert-pré plus ou moins accentuée. On pourrait y voir des représentants d'un autre type (d'ailleurs subdivisible), qu'une première série d'expériences portant sur *Leptynia attenuata* et *Bacillus gallicus* (*Clonopsis gallica* de la nomenclature actuelle) a fait considérer comme peu ou pas sensible aux influences lumineuses (DE SINÉTY, 1901). Faut-il s'arrêter définitivement à cette idée, qui supposerait entre des espèces d'ailleurs étroitement parentes, un hiatus assez surprenant, ou bien les premières apparences ne feraient-elles que masquer une manière d'être en réalité réductible à celle des espèces plus sensibles ? C'est ce qu'il nous a paru à propos de rechercher en expérimentant sur *B. Rossii* et *D. prolixa*. Après quelques indications sur les principales variétés de couleur, nous rapporterons pour chacune de ces espèces les expériences qui peuvent servir de base à une comparaison avec les *Carausius*.

a) *Principales variétés de couleur de « Bacillus Rossii »*.

A l'éclosion, la larve est presque tout entière d'un vert vif [1].

[1] Les yeux et la plus grande partie des antennes sont d'un rouge brun assez

Cette couleur peut se conserver ou être substituée, quelquefois de très bonne heure avant la première mue (observations de Kheil (1900) et les nôtres), soit par un roux plus ou moins foncé, soit par une teinte simplement décolorée, grisâtre.

Les femelles adultes (les mâles n'ont pas été élevés par nous) peuvent être distinguées, au point de vue de la couleur, en deux grandes catégories : les vertes et les non vertes.

Dans la première catégorie la couleur est le plus souvent un vert-pré très riche, sur lequel se détache vivement, de chaque côté, une bande tergo-latérale blanc de lait, commençant au mésothorax et parcourant le corps en passant sur les stigmates et sur l'arête tergo-latérale ([2]) ; elle peut être aussi un vert pâle et teinté de jaunâtre, la bande tergo-latérale étant dans ce cas rosacée ou grise, souvent accompagnée dorsalement d'une large bande plus obscure.

Chez les individus non verts, la livrée est tantôt très pâle, nuancée de jaune ou de blanc (paille sèche), tantôt sombre et ferrugineuse ou ocreuse, tantôt cendrée. Dans le premier cas, l'arête tergo-latérale est blanchâtre et longée dorsalement par une bande plus obscure que le fond général. Les couleurs sombres comprennent toute une série de teintes allant du brun jaune au brun rouge ; dans les individus sombres les pleures sont en général plus pâles et d'une autre nuance que le dessus et le dessous ; l'arête tergo-latérale varie du blanc gris au rouge pur, et la bande dorsale satellite est plus ou moins foncée. Les teintes cendrées, assez fréquentes semble-t-il à l'état sauvage, ne se sont pas montrées dans nos cultures (l'espèce est élevée au laboratoire depuis près de quinze ans).

b) *Elevage à divers éclairements.*

Elevage à pleine lumière.

I. — Une nombreuse population fournie par des éclosions de fin juin vit

foncé ; quelques mouchetures de la même couleur se voient fréquemment au mésothorax et au métathorax ; il existe sur la tête, de chaque côté, une bande post-oculaire, et sur le pronotum une ligne médiane double également de la même couleur.

([2]) L'arête tergo-latérale est un cordon saillant servant de limite *apparente* aux plaques tergales des segments thoraciques et abdominaux (Pantel, 1915).

La couleur blanche disparaît ou à peu près par la dessiccation. Il faut sans doute expliquer par là que la bande tergo-latérale, quelque remarquable qu'elle soit sur le vivant, ne soit pas mentionnée dans les descriptions de *B. Rossii.*

depuis cette époque en face d'une fenêtre, dans une cage spacieuse et bien approvisionnée de vert. Deux mois après on compte environ 130 survivants, tous verts. Au commencement d'octobre presque tous sont adultes, 2 sont devenus bruns tardivement. Proportion des non verts, en gros : 1,5 0/0.

Elevage à la lumière du jour légèrement affaiblie.

II. — Une population moins nombreuse mais correspondant à des éclosions de la même époque et provenant des mêmes pondeuses est gardée loin de la fenêtre à une place recevant mal le jour (derrière des cages formant écran), l'alimentation étant la même. Après un mois il survivait 55 individus, 32 verts et 23 roux ; après deux mois, 40 survivants, 17 verts et 23 roux ; au commencement d'octobre, 30 survivants tous adultes sauf 1, 15 verts et 15 roux. Proportion des non verts : 50 0/0.

Elevage à l'obscurité ménagée.

III. — 69 jeunes sont mis dès l'éclosion, fin juillet, à la chambre obscure à fente. Aucun virage à une teinte non verte n'est remarqué. Au commencement de novembre il survit 20 individus, dont les plus avancés au dernier stade larvaire ; tous sont verts.

a') Principales variétés de couleur de « Donusa prolixa ».

Larves. — Sans tenir compte de la première livrée dont nous dirons quelques mots plus loin (IX), on peut, comme on l'a fait pour celles de *Bacillus*, distinguer les larves de *Donusa* en vertes et non vertes.

Chez les premières, la couleur offre trois degrés d'intensité et trois nuances vraiment différents : un vert saturé tendant au bleu, un vert simple tendant plutôt au jaune, un vert décoloré tendant au gris blanc.

Parmi les secondes on trouve entre autres : des individus rouge brique, des bruns ocracés ou jaunâtres, des pâles tendant au jaune ou au gris.

On a fréquemment l'occasion d'observer des livrées de passage, mélanges de parties encore vertes et de parties déjà rousses ; c'est généralement par les articulations que le virage débute.

Femelles adultes. — Contrairement aux larves, les adultes sont luisants. La catégorie des femelles vertes comprend des indivi-

dus assez différents entre eux, ayant pour couleur de fond une des trois sortes de vert distinguées dans la larve. Le vert saturé peut être généralisé sur tout le corps (à l'exception de quelques détails, comme les joues et les articulations coxo-fémorales, partout d'un violet rosé), ou faire place aux pattes antérieures et au grand opercule sous-génital à une teinte affaiblie, orangée ou vert-jaunâtre. Le vert simple est souvent localisé sur le corps ou même sur l'abdomen seul, le reste de l'animal étant d'une autre couleur.

Dans la catégorie des femelles non vertes il y a à distinguer un grand nombre de types clairs, couleur de paille sèche à nuance jaune ou grise, et de types sombres, généralement brun acajou, pouvant être vraiment foncés, surtout du côté ventral.

Il n'est pas rare que des individus encore bien verts lors de leur dernière mue ou aux premiers temps de leur existence imaginale, virent rapidement au brun acajou, ne retenant que des restes de leur précédente livrée. Un changement analogue a lieu, peut-être encore plus fréquemment, pour les individus pâles.

Mâles adultes. — Les diverses teintes vertes, tout à fait indépendantes du sexe chez la larve, ne le sont pas au même degré chez l'adulte. Le vert saturé est beaucoup moins fréquent chez le mâle adulte, en tant que couleur généralisée, que chez sa larve avancée ; on en trouve néanmoins des cas, ainsi que du vert simple et du vert pâle (du moins si on laisse à part les appendices et quelques détails, tels qu'une tache brune, véritable caractère sexuel secondaire, qui occupe presque toute la longueur du VIIIe urosternum et empiète plus ou moins sur les plaques voisines), mais le plus souvent le vert est associé au brun ou au gris, ou bien tourne à une teinte olivâtre.

Les variétés non vertes sont plus nombreuses que pour la larve ou la femelle adulte. Les sombres comprennent des individus bruns de diverses teintes, des bistres, des gris, des ardoisés... ; les pâles, des individus blanchâtres ou jaunâtres.

b') *Elevage à divers éclairements.*

Elevage à la pleine lumière.

IV. — Quelques douzaines de larves sont installées dès l'éclosion, au milieu de juillet, dans les conditions de l'expérience I. Au commence-

ment d'octobre il survit 10 mâles et 4 femelles à des stades avancés, tous verts. Les dernières mues, échelonnées entre la fin d'octobre et le commencement de février (décalage considérable dû au nombre différent des mues pour les deux sexes et à l'influence de la mauvaise saison), donnent finalement 10 mâles de couleur variée mais dont aucun ne peut être dit *non vert*, 2 femelles vert franc et 2 vert jaunâtre.

V. — Dans la population d'une grande cage assez éloignée de la fenêtre mais recevant bien le jour, qui comprend plusieurs centaines d'individus à tous les stades, on trouve que la proportion des non verts est d'environ 10 0/0.

Elevage à une clarté légèrement affaiblie.

VI. — La population d'une cage fermée par le haut et entourée sur les côtés d'objets interceptant beaucoup de lumière, comprenait au milieu de décembre 58 larves avancées, 35 vertes et 23 non vertes. Trois mois plus tard le nombre total était tombé à 47 et les nombres respectifs des vertes et non vertes, 24 et 23, tendaient à s'égaliser. Sans avoir été poursuivie jusqu'au bout, l'expérience permet de conclure qu'aux stades larvaires avancés la proportion des individus non verts a dépassé 45 0/0.

Elevage à l'obscurité ménagée.

VII. — Un premier lot d'environ 25 jeunes venant d'éclore est installé à la fin de juillet à la chambre obscure à fente. — Fin novembre : 11 survivants, 10 vert simple, 1 vert pâle ; — 10 janvier : la couleur verte est saturée chez plusieurs ; les dernières mues donnent finalement 2 mâles vert simple et 5 femelles vert saturé.

VIII. — Un deuxième lot de 30 exemplaires est installé dans les mêmes conditions aux premiers jours d'août. Mortalité élevée, aux stades jeunes. — 6 novembre : 12 survivants, 3 vert saturé, 7 vert simple, 2 vert pâle ; — 30 janvier : 11 survivants, le plus grand nombre vert saturé ; — dernières mues du 20 janvier au 2 mai, donnant finalement 4 mâles dont 1 vert saturé, 2 vert simple, 1 vert pâle, et 4 femelles vert saturé.

Elevage à la lumière rouge. — Les radiations rouges ayant agi comme l'obscurité, dans des expériences assez concordantes de de Sinéty (1901) sur *Leptynia attenuata* et de Dobkiewicz (1912) sur *C. morosus*, nous avons cherché à vérifier s'il en serait de même pour *Donusa prolixa*.

IX. — Plusieurs centaines de jeunes sont mis au fur et à mesure des éclosions, en septembre-octobre, dans un cristallisoir revêtu latéralement et couvert en dessus d'une toile rouge. Mortalité très élevée, développement lent, état habituellement agité, aux stades jeunes, comme chez des *Carausius* élevés à l'obscurité ; — 15 décembre :

environ 100 survivants, tous verts ; — 15 février : 20 survivants, de couleur vert simple ou vert pâle ; — commencement de mai : 14 survivants dont les plus avancés sont des mâles prêts à faire la dernière mue ; mâles et femelles sont de teinte paille sèche.

c) *Conclusions.*

Le comportement des *B. Rossii* et des *D. prolixa* à l'obscurité ménagée, tout autre que celui des *Carausius*, rappelle celui des *Leptynia attenuata* (DE SINÉTY, 1901) ; envisagé seul il pourrait faire mettre en doute l'aptitude de ces espèces à réagir chromatiquement aux influences lumineuses.

Le comportement comparatif à la lumière du jour normale et légèrement réduite fait voir que cette aptitude est réelle, bien que de caractères spéciaux : la lumière réduite paraît agir sur ces espèces pour provoquer l'apparition d'individus non verts, en général, comme l'obscurité ménagée agit sur les *Carausius* pour provoquer celle d'individus brun sombre ou noirs.

La comparaison des élevages à l'obscurité et à la lumière rouge montre que ces deux conditions d'éclairement, comparables dans le cas de *Leptynia*, ne le sont pas dans celui de *Donusa*. On peut leur reconnaître un caractère commun, qui est de ne pas favoriser l'apparition de teintes non vertes, mais elles diffèrent à un autre point de vue : dans un élevage de *Donusa*, l'obscurité ne tend pas uniquement à inhiber le développement de teintes non vertes, elle intensifie de plus les teintes vertes, principalement chez les femelles, tandis que la lumière rouge tendrait à affaiblir, aux stades larvaires avancés, les teintes vertes apparues aux stades moyens, et à provoquer le virage à des teintes pâles.

III

Il paraît exister, pour les divers Phasmides chromatiquement sensibles à la lumière, un optimum de clarté, a partir duquel la proportion des individus bruns (type *Carausius*) ou non verts (type *Bacillus*) va en diminuant, que l'intensité d'éclairement augmente ou diminue.

Les faits exposés dans les sections précédentes nous ont mis en présence de deux types d'espèces chromatiquement sensibles

aux changements d'intensité lumineuse : l'un représenté par les *Carausius*, dans lequel la plus forte réaction observée, appréciée par l'apparition d'individus sombres, correspond à l'obscurité proprement dite tempérée par l'admission d'une faible quantité de lumière ; l'autre représenté par *Bacillus Rossii*, dans lequel la réaction la plus marquée, appréciée par l'apparition d'individus non verts, correspondrait à la lumière naturelle du jour faiblement diminuée. Il convient de rapprocher l'un de l'autre ces deux types, afin de permettre la mise en évidence de la loi commune à laquelle leur sensibilité paraît obéir.

Les pourcentages des expériences déjà rapportées fournissent

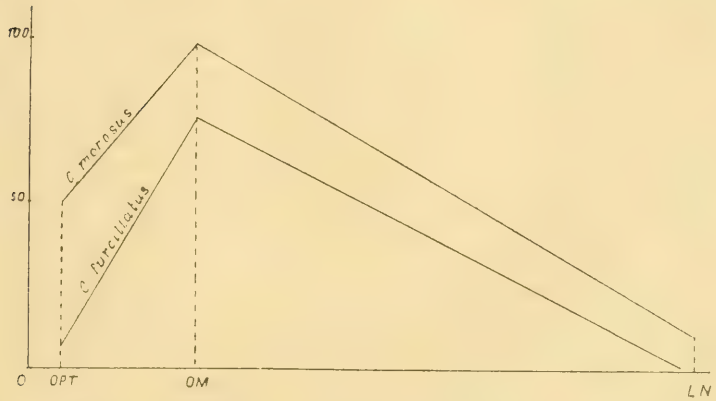


Fig. 1. — Influence de l'éclairement sur l'apparition d'individus sombres chez les *Carausius*. — O, obscurité totale ; OPT, obscurité presque totale ; OM, obscurité ménagée ; LN, lumière normale.

une base de comparaison. Il est très vrai que la répétition de telles expériences, fût-elle faite avec la précaution de maintenir les conditions identiques, conduirait à des résultats numériques peut-être assez différents, mais leurs rapports mutuels conserveraient la même allure générale et c'est la seule chose qui importe ici.

Optimum dans le type Carausius. — En portant en ordonnées les pourcentages d'individus brun sombre et en abscisses les intensités d'éclairement, celles-ci représentées très grossièrement et comme dans un schéma, aucune détermination photométrique n'ayant été faite, on peut traduire par le graphique ci-dessus, fig. 1, les résultats des expériences relatives aux deux *Carausius :*

La courbe de *morosus*, chez qui la tendance à donner des individus bruns est plus prononcée, se maintient partout au-dessus de celle de *furcillatus*. Celle-ci se rapproche beaucoup de l'axe des x et peut l'atteindre au point de la pleine lumière ; elle s'en rapproche aussi, mais moins, à celui de l'obscurité presque totale.

Les deux courbes montrent un maximum correspondant à l'intensité d'éclairement que nous avons définie comme obscurité ménagée. Cette valeur particulière de l'intensité prend par le fait même la signification d'un optimum à partir duquel le rendement en individus sombres va en diminuant, que l'on avance vers la pleine lumière ou vers l'obscurité totale.

Il ne s'agit ici que de maximum et d'optimum relatifs aux expériences faites ; mais on voit aisément qu'il suffirait de déter-

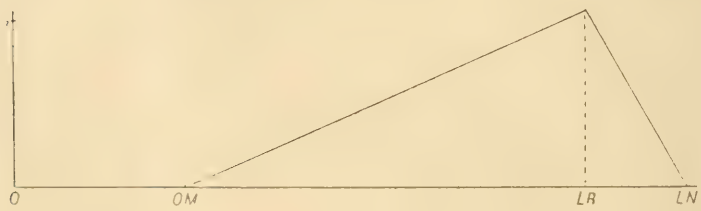


Fig. 2. — Influence de l'éclairement sur l'apparition d'individus non verts chez *Bacillus Rossii*. — O, obscurité totale ; OM, obscurité ménagée ; LR, lumière réduite ; LN, lumière normale.

miner les ordonnées correspondant à quelques points, à droite et à gauche de OM, c'est-à-dire de faire un nombre suffisant d'élevages en augmentant ou diminuant la largeur de la fente, dans la chambre obscure, pour obtenir une forme plus exacte des courbes, par suite aussi une valeur moyenne plus approchée pour le maximuma et les optimum.

On peut présumer que l'on obtiendrait, pour la région des courbes correspondant au maximum, une convexité, ou peut-être un plateau.

En tout cas, l'optimum vrai, pour *morosus*, ne peut qu'être voisin de l'éclairement réalisé dans la chambre obscure à fente, puisque le rendement correspondant a approché de 100 0 0 dans une expérience et a atteint cette valeur dans une autre.

Optimum dans le type Bacillus. — La figure 2 est le graphi-

que par lequel on peut traduire, en restant dans les conditions définies à propos des *Carausius*, les expériences relatives au *Bacillus Rossii*.

La courbe tend à couper l'axe des x aux points LN et OM : l'espèce a une grande tendance à donner des individus verts et peut n'en donner que de tels à la pleine lumière comme à l'obscurité ménagée.

Cette courbe est néanmoins comparable à celle des *Carausius*, à cette différence près que le maximum correspond à une clarté simplement réduite, LR, et donc se trouve fortement déplacé vers la pleine lumière : la clarté du jour légèrement diminuée fonctionne vis-à-vis de cette espèce comme l'obscurité tempérée par rapport aux *Carausius ;* un certain degré de réduction, qui serait à déterminer par des élevages convenablement multipliés et variés, représenterait un optimum au sens qui a été indiqué.

Les expériences relatives à *Donusa prolixa* fourniraient une courbe très pareille à celle de *Bacillus Rossii ;* les deux espèces se rangent dans un même type, au point de vue de la sensibilité chromatique.

Conclusion. — On peut donc conclure, en synthétisant, que les changements pigmentaires par lesquels les deux types envisagés répondent aux conditions d'éclairement paraissent obéir à une même loi fondamentale : pour les deux la plus grande efficacité de l'excitant correspond à un optimum d'intensité, qui n'est ni la pleine lumière ni la pleine obscurité ; la différence entre l'un et l'autre réside en ce que l'optimum tend à se rapprocher de la pleine obscurité pour le type *Carausius* et de la pleine lumière pour le type *Bacillus*.

La conclusion doit être entendue catégoriquement en tant qu'elle concerne le type *Carausius*. La réserve introduite dans l'énoncé est exigée, jusqu'à plus complète information expérimentale, par deux particularités qui s'observent respectivement chez *Bacillus* et *Donusa*.

Dans des familles un peu nombreuses de *Bacillus Rossii* issues de pondeuses quelconques, on remarque parfois comme des *poussées* de virage au roux, paraissant inexplicables par les circonstances extérieures [1], qui peuvent conduire, pour une expé-

[1] Ces poussées, apparues subitement dans une population mêlée provenant d'œufs ramassés au hasard dans les cages, s'arrêtent subitement aussi pour faire place à ce qui paraît être le régime ordinaire.

rience donnée, à des résultats contradictoires à ceux d'une autre expérience faite dans les mêmes conditions. C'est ainsi que dans un de nos élevages nous avons obtenu à l'obscurité ménagée, où d'ordinaire tous les individus restent verts, une forte proportion de roux.

A vrai dire, les cas de ce genre se présentent avec des caractères trop visiblement exceptionnels pour qu'il soit possible d'en tenir compte dans l'établissement de ce qu'on doit regarder comme la règle ; pourtant il se pourrait qu'ils indiquent un comportement à déterminisme plus complexe que ne suppose la loi énoncée.

A l'égard de *Donusa prolixa*, la raison d'hésiter est que le matériel utilisé par nous pourrait appartenir à une race non pure. Parmi les individus ferrugineux qui se montrent dans une population issue de pondeuses n'ayant que des caractères de *prolixa*, il s'en trouve en effet qui offrent les caractères particuliers d'une espèce voisine, *D. phyllopus* Gray. Leur apparition s'expliquerait le mieux dans l'hypothèse d'une race croisée, laquelle serait mal appropriée à la recherche dont il s'agit ici.

Comparaison avec les constatations faites sur les Crustacés. — Si l'on considère spécialement les *Carausius*, apparition d'individus sombres signifie production des pigments qui prédominent chez de tels individus. La loi de l'optimum de clarté peut donc s'énoncer sous cette autre forme : il existe un optimum d'éclairement, à partir duquel la production des pigments qui prédominent dans les livrées brun sombre va en diminuant, soit que l'intensité lumineuse augmente, soit qu'elle diminue.

On retrouve ainsi chez les Insectes une loi analogue à celle qui a été découverte chez les Crustacés par Keeble et Gamble (1904).

Traitant de l'influence de la lumière sur le métabolisme pigmentaire, ces investigateurs écrivent en effet : « The evidence is all in favour of there being an optimum light-condition under which pigment-production reaches its maximum, and that the more the light-conditions are removed from this optimum the less pigment ist produced » (*op. cit.*, p. 344).

Une variabilité chromatique, que les observateurs s'accordent à considérer comme indépendante des circonstances extérieures, a été signalée chez *Bacillus Rossii* par Kheil (1900), Daiber (1904), Meissner (1910).

Interprétation des résultats de Mac Bride et Jackson. — Nous possédons à présent les éléments nécessaires pour l'interprétation des expériences de Mac Bride et Jackson.

Lorsque, pour faire de l'élevage en lumière réduite, ces investigateurs se sont contentés d'entourer leurs récipients d'un papier blanc et de les recouvrir d'une mousseline doublée, ils sont restés trop en deçà de l'optimum de réduction pour obtenir un effet perceptible. Lorsqu'ils ont fait usage de leur dispositif hermétique, ils sont allés manifestement au delà. Dans l'un et l'autre cas ils se sont placés dans des conditions défavorables pour étudier l'influence de la lumière réduite sur l'apparition d'individus sombres.

IV

En général une obscurité ménagée tend à renforcer, ou du moins à conserver des teintes brunes ou rousses que le plein jour tend à affaiblir.

Schleip ayant affirmé dans son travail que les variétés brunes de *morosus* deviennent plus sombres à l'obscurité, Mac Bride et Jackson se montrent surpris de ce résultat et relèvent son opposition à la loi d'après laquelle toute pigmentation mélanistique, si elle est susceptible de se modifier, se modifie en plus clair, dans un milieu sombre (*op. cit.*, p. 110).

A vrai dire il ne serait pas nécessaire de descendre jusqu'aux Invertébrés pour trouver que la loi invoquée n'est pas absolument générale. On sait par exemple qu'un *Cyprinus* gardé par Regnard à l'abri de la lumière, était devenu tout à fait noir au bout d'un an [1]. Mais on peut affirmer en tout cas, sans restreindre la question aux pigmentations mélaniques proprement dites, que chez les Phasmides l'obscurité ménagée et la pleine lumière ont sur les phénomènes pigmentaires une influence antagoniste, dont le sens général est assez nettement défini : l'obscurité tend à intensifier ou tout au moins à conserver les teintes som-

[1] De l'action des chromatophores chez la Loupe et la Tanche. *C. R. Soc. Biol.*, t. 5, 1893.

bres non vertes, le plein jour tend à les affaiblir et à leur substituer des teintes pâles.

A la rigueur il faudrait examiner l'assertion séparément pour le cas des changements rapides, alternatifs, qui forment le fond de la variation périodique étudiée plus loin (V), et pour celui des changements lents et continus aboutissant à une coloration relativement persistante. Pour plus de simplicité nous parlerons ici de ces derniers.

Intensification et affaiblissement des teintes brunes chez les Carausius. — Dans le cas des larves, c'est un renforcement progressif qui, dans un élevage à l'obscurité ménagée, conduit du brun simple d'abord au brun sombre, puis au noir. Le phénomène inverse de dépigmentation apparaît régulièrement sur les larves retirées noires ou presque noires de l'enceinte obscure et installées au plein jour : leur teinte sombre s'affaiblit plus ou moins vite et peut faire place, même avant la fin de la période larvaire, à une livrée grise. Quelques exemples seront donnés plus loin (VIII).

S'il s'agit des adultes, il suffira pour le moment de noter qu'un séjour prolongé à l'obscurité finit en général par rendre permanentes les livrées nocturnes ou sombres (résultats de Schleip et les nôtres) : il y a donc pour le moins conservation de teintes sombres [1]. Inversement, le séjour habituel à la lumière normale amène tôt ou tard, chez les individus mélaniques retirés de l'enceinte obscure, une dépigmentation au moins partielle ; nous reviendrons sur ces faits dans la section VIII.

Intensification et affaiblissement des teintes ferrugineuses chez Bacillus Rossii. — Dans une première expérience, 10 larves à moitié développées, ayant pris spontanément à l'arrière saison une couleur roux-rosacée, furent installées en février dans la chambre obscure à fente, tandis qu'un lot égal d'individus semblables était laissé comme témoin au plein jour. Chez les premières, la couleur se releva très sensiblement : en mai elle était devenue ferrugineuse, avec quelques différences individuelles de ton et d'intensité. Quant aux témoins, après avoir pâli graduelle-

[1] Dans l'assertion déjà citée de Schleip (1915) rien n'indique si l'auteur entend parler des larves ou des adultes. Dans le premier cas elle serait nettement contraire aux faits ; dans le second elle est difficile à concilier avec les constatations faites par l'auteur lui-même en 1911 et contre lesquelles il n'allègue pas de nouvelles expériences.

ment, ils finirent par donner des adultes où la nuance rosacée du début était remplacée, soit par une teinte de paille sèche, soit par une couleur variée de vert jaunâtre et de gris [1]

Après la dernière mue on constate des faits correspondants à ceux qui ont été mentionnés chez les *Carausius*. Un adulte, qui, aux conditions normales d'éclairement offrait une succession régulière de livrées diurnes grises et de livrées nocturnes rouge brique, ayant été mis dans la chambre obscure à fente, y prit après quelques oscillations irrégulières une couleur permanente rouge brique. Un autre, après avoir séjourné longtemps dans cette même enceinte, où sa couleur habituelle était un rouge brique assez vif, fut installé au plein jour le 21 juin : dès le lendemain il avait sensiblement pâli et le 26 il retenait à peine des traces de sa teinte primitive.

Conservation et affaiblissement des teintes rousses chez les Donusa. — Les renseignements recueillis sur *Donusa prolixa* ne permettent pas, jusqu'ici, de dire que cette espèce se comporte identiquement comme les précédentes. Voici pourtant une expérience relative à la larve, qui rappelle déjà d'assez près les faits constatés chez *Bacillus*.

Parmi les individus brun rouille apparus dans la cage modérément éclairée dont il a été question dans la section II, deux couples aussi pareils que possible, soit pour la taille, qui était celle du stade IV, soit pour la couleur, ont été isolés le 4 décembre et placés, l'un dans la chambre obscure à fente, l'autre à la pleine lumière. Dès le 6 le premier paraissait comparativement plus sombre, probablement parce qu'il avait mieux gardé sa couleur, celle de l'autre ayant déjà un peu faibli. Deux mois plus tard, l'affaiblissement était indéniable pour les

[1] Cette expérience est on ne peut plus concluante dans le sens de l'assertion. Nous devons en mentionner une autre qui, envisagée seule, conduirait plutôt à faire rejeter l'influence intensificatrice de l'obscurité. Elle se rattache en réalité au caractère capricieux du comportement chromatique du *Rossii*, et prouve seulement que l'influence en question n'est pas inéluctable.

Il s'agit de deux lots de 5 larves plus jeunes (stade II), ayant pris à une place mal éclairée une même teinte roux-rosacée, et observés comparativement, l'un à l'obscurité ménagée, l'autre à la pleine lumière. Dans le premier, un des cinq individus succomba de bonne heure ; les survivants, après plusieurs lentes oscillations en plus roux et en moins roux, finirent par se fixer à une teinte peu différente de celle du début. Dans le second, au contraire, un des individus vira avant sa dernière mue au vert pur, un autre à un vert pâle varié de gris et les trois restants descendirent à une teinte semblable à celle du départ, mais plus faible.

Le retour de la couleur verte la plus pure, chez une larve devenue rousse, est assez remarquable. Meissner (1910), qui a suivi les changements chromatiques de *Bacillus Rossii*, note qu'il n'en a pas vu d'exemple.

deux couples, mais faible pour le premier, très marqué pour le second. Le 21 mars la femelle du premier a succombé dans une mue, alors qu'elle retenait encore une teinte ocreuse prononcée, tandis que celle du second était tombée à la teinte paille sèche. Les mâles ont montré des différences de même ordre.

L'expérience ne prouve pas, à proprement parler, que l'obscurité ait provoqué une intensification de la couleur rubigineuse — il est probable qu'elle avait atteint son maximum quand les insectes furent mis en observation, — mais elle établit tout au moins que cette teinte : 1° s'est maintenue longtemps à l'obscurité (le mâle du premier couple était encore rubigineux au mois de mai) ; 2° s'est affaiblie rapidement à la pleine lumière.

V

Variation rapide et périodique de la couleur.

Dans les sections précédentes nous nous sommes occupés d'une forme de réaction chromatique à marche lente et continue, qui peut se ramener en très gros au développement de pigments non verts, principalement de pigments sombres, comme réponse aux excitations lumineuses de faible intensité, et à des changements antagonistes, comme réponse aux excitations de plus grande intensité. Une autre forme, et non la moins saisissante, est constituée par la *variation périodique*, dont la marche, essentiellement rapide et alternative, est réglée normalement sur l'alternance du jour et de la nuit.

Le phénomène physiologique d'un changement de couleur à rythme nychthéméral est surtout connu dans un groupe d'animaux appartenant aux Poissons et aux Crustacés, qui ont une livrée de jour et une livrée de nuit distinctes. Quand nous parlons de variation périodique chez des Insectes, nous avons en vue un phénomène fondamentalement de même nature, comprenant aussi une livrée déterminée correspondant au jour et une livrée différente correspondant à la nuit. Il est vrai que, dans des conditions exceptionnelles faciles à créer artificiellement, cette correspondance peut être altérée ou même renversée ; cependant les désignations : livrée diurne et livrée nocturne

demeurent toujours justifiées, à la condition de les rapporter à la correspondance normale, et elles ont sur d'autres l'avantage de rappeler la relation d'origine première et le caractère fondamental de périodicité qu'il convient de ne pas perdre de vue.

Le seul Insecte chez qui la variation périodique soit connue, en tant du moins que phénomène bien caractérisé et normal, est le *Carausius morosus*. Elle y fut remarquée tout d'abord par de Sinéty (1901), qui en signala explicitement le caractère rythmique. Meissner (1909) ajouta plus tard diverses données, relatives surtout à la rapidité des changements, et Schleip (1911) en fit une étude approfondie ; ses principales conclusions à cet égard sont que le mécanisme des changements réside dans des migrations pigmentaires, que le rythme, commandé normalement par l'alternance du jour et de la nuit, persiste néanmoins, bien que modifié, lorsqu'on rend uniformes les conditions extérieures, et par suite doit être rattaché en partie à des facteurs internes.

Nos recherches actuelles nous permettent d'affirmer l'existence de la variation périodique dans tous les Phasmides explorés, et d'ajouter aux connaissances déjà acquises sur ce phénomène quelques renseignements complémentaires.

a) *Quelques remarques sur « Carausius morosus »*.

Couleur des individus issus de femelles sauvages. — Les changements chromatiques du *C. morosus* ont un intérêt à part, en raison même des travaux dont il a été l'objet. Ces travaux cependant n'ayant porté que sur des insectes parthénogénésiques élevés en captivité, et déjà séparés de la forme-souche par une longue suite de générations, il ne serait pas sans intérêt, ainsi que Schleip en fait la remarque, de vérifier si les faits décrits sont bien ceux que l'espèce montre dans sa patrie et dans ses conditions de vie normales.

En vue de remplacer dans une certaine mesure les avantages d'une telle vérification, nous avons sollicité de nos correspondants de Shembaganur l'envoi d'œufs provenant de femelles capturées en pleine période de ponte, dont les descendants immédiats puissent être tenus pour des représentants de la forme sauvage [1].

[1] Qu'il nous soit permis d'exprimer ici nos remerciements au R. P. Anglade

Quelques observations sur ce matériel neuf sont en cours.

Dès à présent on peut faire un certain nombre de constatations qui ne sont pas sans intérêt pour l'appréciation générale du chromatisme de l'espèce ; elles sont d'accord avec d'anciennes remarques que nous avons eu occasion de faire à d'autres époques, toujours sur du matériel neuf.

1. La livrée de la très jeune larve est beaucoup plus chargée de brun sombre que dans le cas des élevages ordinaires. Aucune indication même éloignée de vert ni de jaune. Le fond est un gris blafard ; le brun sombre, qui forme le dessin, tend à se généraliser sur l'abdomen. Le dessous du thorax est gris pâle.

2. Même à la pleine lumière et en cage approvisionné de feuillage vert, les couleurs non vertes, notamment le gris clair, le cendré, tendent souvent à prédominer.

Il est à peine nécessaire de noter que l'indication relative à la couleur *noire* de la femelle, dans la diagnose originale de Brunner (Brunner u. Redtenbacher, 1908) ne doit pas être prise dans un sens exclusif : parmi les très nombreux exemplaires desséchés reçus à diverses reprises de Shembaganur, on trouve en réalité toutes les variétés de couleur qui apparaissent en général dans les élevages. Il n'en est pas moins frappant de constater qu'à diverses reprises des pontes de *morosus* capturés à l'état sauvage nous ont donné une prédominance sensible d'individus non verts.

A ces particularités chromatiques s'est montrée associée une particularité anatomique au sujet de laquelle nous sommes jusqu'ici mal fixés : beaucoup, parmi les individus élevés au hasard des éclosions, ont été des gynandromorphes, femelles ayant des caractères somatiques et sexuels masculins ou inversement ; la proportion en est montée dans un premier lot à 40 sur 60.

Autant de résultats paraissant en somme assez exceptionnels et particuliers à la descendance de certaines femelles [1].

et à quelques-uns de ses élèves, pour leur empressement à seconder nos désirs. Ancien du laboratoire de Vals-Gemert, le P. Anglade n'ignore pas le cas que l'on y fait de cette forme de concours, de la part de Missionnaires toujours surchargés de travail et empêchés d'étudier sur place autant qu'ils le voudraient, qui savent trouver dans la récolte intelligente du matériel un bon moyen de servir quand même la science et le pays.

[1] Quelques observations faites sur l'un et l'autre *Carausius* tendraient à appuyer l'idée que des poussées de sexualité désordonnée ne sont pas sans rapport avec une alimentation insuffisante, ou, plus généralement, avec de mauvaises conditions d'existence des pondeuses.

Variation périodique chez les larves. — Il ne paraît pas que la variation périodique ait encore été étudiée chez la larve de *morosus*, au moins aux stades jeunes. SCHLEIP prévient, d'une façon générale, que ses recherches se rapportent à des animaux totalement ou presque totalement développés (*op. cit.*, p. 64), sans préciser davantage ni indiquer en quoi le phénomène pourrait différer dans les deux cas. Nous avons cherché à obtenir quelques renseignements à cet égard, soit sur les larves issues de mères sauvages, soit sur celles des élevages ordinaires.

1. Aux stades jeunes, la variation périodique peut se montrer, mais ne se montre pas nécessairement.

Cette conclusion ressort d'expériences ayant précisément porté sur le matériel neuf, qui pourraient être répétées, sans doute avec le même résultat, sur le matériel ordinaire, à la condition de s'adresser aux mêmes variétés de couleur.

I. — 2 larves mesurant respectivement 24 et 35 mm. (stades II et III) sont isolées et observées individuellement, le matin après le lever du soleil, le soir très peu avant son coucher. Durant plusieurs jours consécutifs on trouve, au contrôle du matin, que la teinte est claire et grise (à l'œil, couleur café au lait, à la loupe, fond gris avec piquetage cuticulaire noir), et à celui du soir qu'elle est marron.

II. — Un troisième exemplaire, qui, au début, avait à peu près la même couleur que les précédents et la taille d'un stade II (25 mm.), a montré par contre beaucoup d'irrégularité à ce stade et au suivant, sa couleur nocturne étant tantôt plus sombre, tantôt simplement aussi sombre que celle de jour (jamais moins) ; celle-ci d'ailleurs allait s'assombrissant de plus en plus ; aux approches des mues, la couleur claire s'est montrée persistante durant plusieurs jours ; après la troisième, variation très régulière : couleur grise au contrôle du matin, et brun chocolat, avec plaques rougeâtres sur plusieurs segments abdominaux à celui du soir.

L'irrégularité relevée dans l'expérience II peut tenir pour une part à la variation continue, tendant à amener une coloration moyenne de plus en plus sombre, qui se superposait à la variation alternative, et pour une autre part à l'impressionnabilité individuelle de l'insecte.

La suppression temporaire de la variation périodique, avec persistance de la livrée diurne, aux approches d'une mue, est une particularité normale, non un fait isolé.

2. Aux stades avancés, la variation périodique peut se montrer chez les mêmes variétés de couleur qu'à l'état adulte.

Citons seulement un cas, à titre d'exemple, mais en l'empruntant à une variété de couleur relativement rare.

III. — Une larve de 48 mm. (stade V), ayant le jour une teinte gris-jaunâtre (livrée diurne repérée par comparaison avec un papier mat de même teinte), prend aux approches du crépuscule un ton plus obscur, avec nuance rougeâtre (livrée nocturne) ; le 3e et le 2e jour avant la mue où la larve doit passer au stade VI, la livrée nocturne ne s'établit pas complètement, la veille elle ne s'établit pas du tout.

b) *Variation périodique chez « Carausius furcillatus »*

Dans cette espèce, les variétés de couleur sont tout à fait les mêmes que dans la précédente.

La variation périodique s'y présente aussi, identiquement comme dans l'espèce-sœur. Les états extrêmes de l'oscillation peuvent être des livrées très différentes, dont l'une ne contient en quelque sorte rien de l'autre : fauve-acajou, cendré-brun rougeâtre ; ou des livrées à opposition faible différant surtout par le degré : brun moins obscur, brun plus obscur.

Comme exemple du premier type, de beaucoup le mieux caractérisé, mentionnons tout d'abord le cas d'un individu isolé dès le stade III (31 mm.) et élevé à la pleine lumière sur feuillage vert, mais dans un récipient un peu petit. Vert au début de l'expérience, il a tourné au vert pâle nuancé de fauve au stade IV, puis au fauve au stade V, cette teinte s'étant maintenue à partir de là comme livrée diurne définitive. La variation périodique s'est probablement produite dès l'établissement de cette teinte ; elle a été remarquée en tout cas au dernier stade larvaire, au cours duquel une couleur acajou souvent très riche se substituait, à la chute du jour, à la teinte fauve ; le phénomène a été suspendu, suivant la règle, au voisinage de la crise ecdysiale, la livrée diurne se montrant persistante 24 heures avant la mue et 24 heures après ; à sa réapparition, le contraste entre les livrées et la régularité du rythme ne se sont établis que progressivement.

Un deuxième cas s'est présenté chez un adulte gris cendré, lequel, après avoir passé la plus grande partie de sa vie larvaire dans la chambre obscure à fente, où il était devenu noir, s'était ensuite décoloré au plein jour. Remis dans l'enceinte obscure, il

montra une alternance très contrastante de cendré et de rouge brun, dont le rythme était irrégulier et décalé par rapport au rythme nychthéméral, mais présupposant, comme on sait par les constatations faites sur *morosus* (Schleip), un rythme antécédent régulier.

Le deuxième type a été observé à diverses reprises chez des adultes retirés presque noirs de la chambre obscure à fente et installés au jour libre. Dans ces conditions le changement périodique se remarque en général dès le premier jour ou tout au moins après quelque temps, la teinte mélanique s'affaiblissant le matin pour se relever aux approches du crépuscule.

La strume, cette singulière excroissance bossuée particulièrement riche en pigments sombres, qui existe au VIe urotergite, chez *C. furcillatus*, prend part à la variation périodique ; il nous a même paru que, dans quelques cas où l'ensemble du tégument changeait peu, elle passait par des alternatives de clair et d'obscur à opposition très marquée.

c) *Variation périodique chez « Bacillus Rossii ».*

La recherche de la variation périodique ne se présentait guère, chez *Carausius furcillatus*, que comme la vérification d'un fait prévu, tant l'espèce est voisine de *morosus*. Elle offrait plus d'intérêt dans le cas de *Bacillus Rossii*, soit parce qu'il s'agit ici d'un représentant de notre faune indigène, qui déjà à ce titre devrait attirer spécialement l'attention, soit surtout parce que les caractères structuraux et pigmentaires du tégument indiquent un autre type de sensibilité chromatique ; si en dépit de cette circonstance il présentait le changement rythmique, on aurait dans ce fait une présomption sérieuse que le phénomène est amplement répandu parmi les Phasmides.

On retrouve effectivement, chez *Bacillus Rossii*, les deux types de variation périodique distingués ci-dessus à propos de *Car. furcillatus ;* ils apparaissent en général isolément chez des individus différents, mais il se rencontre aussi des individus qui montrent simultanément les deux, le premier dans quelques parties, le second dans la presque totalité du tégument.

Voici un cas où s'est montré le premier type seul :

Insecte retiré à son dernier stade larvaire de la chambre obscure à fente, où sa couleur habituelle était un rouge brique assez vif, et installé au plein jour; après sa dernière mue, lorsqu'on le juge adapté aux nouvelles conditions, on l'observe journellement, le matin entre 7 et 8 heures (juin), le soir à 8 heures et demie; le tableau suivant contient les résultats pour une période de dix jours consécutifs (le terme *rouille* désignant une couleur ferrugineuse ocracée) :

	3.VI	4.VI	5.VI	6.VI	7.VI
Matin . . .		Gris jaunâtre.	Gris.	Gris.	Gris.
Soir	Rouille.	Rouille.	Rouille.	?	Rouille faible.
	8.VI	**9.VI**	**10.VI**	**11.VI**	**12.VI**
Matin . . .	Gris.	Gris.	Gris.	Gris.	Gris.
Soir	Rouille.	Rouille faible.	Rouille.	Rouille.	

Dans cet exemple la livrée nocturne avait été préparée par un séjour prolongé à l'obscurité. Les suivants, relatifs toujours au type à contraste très prononcé, montrent qu'elle survient aussi spontanément :

1. Insecte adulte n'ayant jamais séjourné à l'obscurité continue, vivant librement à la lumière normale sur feuillage pourpre. Livrée diurne contrôlée journellement après le lever du soleil, du 22 au 30 septembre : thorax et base de l'abdomen d'un rouge rouille foncé et terne, le reste de l'abdomen gris, arêtes tergo-latérales grises. Livrée nocturne contrôlée après le coucher du soleil : rouge vif (écrevisse cuite) généralisé sur tout le dessus et sur les côtés, survenant très régulièrement sauf le 24, où il y a eu au moins du retard dans le changement.
2. Insectes adultes n'ayant jamais séjourné à l'obscurité continue, vivant à une place assez bien éclairée, sur feuillage vert. Livrée diurne gris pâle à nuance à peine rosée ; livrée nocturne rouge ocracé, ton plus ou moins vif suivant les individus et les périodes.

Voici un exemple du deuxième type :

Insecte retiré adulte de la chambre obscure à fente, où sa couleur habituelle était un rouge vineux foncé en dessus, plus pâle et moins franc en dessous, et installé au plein jour :

	5.VI	6.VI	7.VI	8.VI	9.VI
Matin . . .	Rouille faible.	Gris nuancé de rouille.	Gris nuancé de rouille.	Rouille faible.	Rouille très faible.
Soir. . . .	Rouille.	?	Rouille assez intense.	Rouille assez intense.	Rouille plus intense.
	10.VI	11.VI	12.VI	13.VI	
Matin . . .	Rouille faible.	Rouille faible.	Rouille faible.	Rouille faible.	
Soir. . . .	Rouille intense.	Rouille intense.	Rouille intense.	Rouille intense.	

Ici le changement porte surtout sur l'intensité de la couleur générale. L'alternance s'est maintenue durant plusieurs mois, bien qu'avec des allures assez variables, puis survinrent de plus grandes irrégularités tenant à la vieillesse.

La coexistence des deux types a été remarquée chez deux individus ayant passé la deuxième partie de leur existence larvaire et la première de leur vie imaginale dans la chambre obscure à fente, où ils avaient pris une couleur ocreuse assez vive, fortement nuancée de jaune, les larges bandes adjacentes aux arêtes tergo-latérales étant seules d'un brun rougeâtre obscur. Mis à la pleine lumière, ils ont montré des changements rythmiques en plus sombre et moins sombre, particulièrement sensibles dans la région dorsale comprise entre ces bandes et aux pleures ; mais en même temps les arêtes tergo-latérales oscillaient d'une façon remarquable entre le blanc pur, ou le blanc légèrement teinté de jaune ou de rouge comme teinte diurne, et un rouge très vif à nuance de carmin comme teinte nocturne.

d) *Variation périodique chez « Donusa prolixa ».*

Il eût été surprenant que cette espèce, dont nous avons remarqué plus haut l'impressionnabilité, faible peut-être mais réelle,

vis-à-vis des conditions d'éclairement, ne montrât à aucun degré la variation périodique. Ce n'est pourtant qu'en insistant sur l'exploration et après beaucoup d'échecs que nous avons rencontré chez une femelle adulte des preuves indéniables du phénomène.

Vert franc à sa dernière mue, l'insecte dont il s'agit avait viré assez rapidement à une teinte non verte, sa couleur primitive ne se conservant que sous la forme de restes dans quelques parties, comme le long prolongement en gouttière de l'opercule sous-génital et le bord postérieur des segments abdominaux. Le jour, les parties brillantes et indurées du tégument (sclérites) avaient une couleur bistre ou acajou vif, tandis que les pleures abdominales, déjà distinctes des sclérites par leur état mat, étaient d'un rougeâtre obscur. Il devint manifeste qu'aux approches du crépuscule la livrée dans son ensemble pâlissait, les sclérites passant à une teinte simplement grise, et les flancs à un gris olivâtre ou légèrement lavé de bistre. Nous transcrivons la fiche d'observation pour une période de dix jours :

	24.V	25.V	26.V	27.V	28.V
Matin . . .	Acajou, flancs rougeâtre obscur.	Acajou, flancs gris teintés d'acajou.	Acajou, flancs plus pâles.	Acajou prononcé.	Acajou prononcé.
Soir	Gris, flancs olivâtre clair.	Gris partout.	Gris, indications d'acajou.	Gris, indications d'acajou.	Gris, indications d'acajou.
	29.V	30.V	31.V	1.VI	2.VI
Matin . . .	Acajou prononcé.	Acajou très intense.	Acajou intense.	Acajou partout.	Acajou partout.
Soir	Gris partout.	Gris pâle.	Gris pâle.	Gris partout.	Gris partout.

En plus du fait de la variation, ce tableau montre une circonstance exceptionnelle par rapport à ce qui se passe chez les espèces

précédentes : au lieu d'être plus obscure, la livrée nocturne est ici plus claire que la livrée diurne.

Nous aurons plus loin l'occasion de signaler, chez d'autres femelles adultes de *Donusa*, un incident chromatique certainement en rapport avec la variation périodique, confirmant, par suite, les faits établis par l'expérience qui vient d'être citée.

e) *La variation périodique peut se superposer à une variation continue.*

Pour se faire une idée correcte de la variation périodique, il faut tenir compte de ce fait qu'elle coexiste souvent avec une variation continue, celle-ci pouvant d'ailleurs mettre en jeu les mêmes pigments. Dans ce cas, on ne remarquera d'ordinaire que le phénomène alternatif, si l'observation n'embrasse qu'une courte période ; mais le phénomène continu pourra devenir manifeste si l'on compare entre elles, à des intervalles de quelques jours au moins, les livrées diurnes ou les livrées nocturnes.

On peut dire que les deux sortes de variation tendent à coexister, à condition, bien entendu, que la coloration actuelle de l'insecte et les facteurs internes s'y prêtent, toutes les fois que l'on a affaire à un individu dont la couleur générale est en voie d'intensification ou d'affaiblissement. Nous nous bornerons à quelques exemples.

1. Cas de l'intensification.

I. — Une larve de *C. morosus*, mise verte et encore jeune à la chambre obscure à fente, avait perdu sa couleur et fait depuis peu son avant-dernière mue, quand elle commença à être observée méthodiquement ; il se trouva qu'elle prenait le matin une livrée claire, laquelle passa successivement au gris (11 juillet), au brun clair (15 juillet), au brun marron (20 juillet), et le soir une livrée obscure, qui fut durant toute cette période le brun marron ; le 21 eut lieu la dernière mue et la couleur marron devint persistante, au moins pendant toute la première période de la vie imaginale [1].

[1] La variation périodique se produit donc à l'obscurité ménagée. Schleip (1915) a trouvé qu'elle ne se montre pas à l'obscurité totale.

2. Cas de l'affaiblissement.

II. — Une larve encore jeune (stade III) de *C. furcillatus* fut retirée de la chambre obscure, où elle avait été mise dès sa naissance, et installée au jour normal le 16 juillet ; sa couleur matinale était alors un brun marron un peu plus faible et sa couleur vespérale le brun un peu remonté ; le 16 août, la première était tombée au gris, la seconde demeurant marron ; le 16 septembre l'une et l'autre étaient devenues gris cendré ; cette couleur passa peu à peu à un cendré olivâtre, puis à un vert sombre moucheté qui se montra persistant.

III. — Une femelle adulte de *Bacillus Rossii* fut retirée de la chambre obscure, où elle était habituellement d'un rouge vineux foncé, et installée à la pleine lumière : sa couleur matinale passa en 10 jours du rouge vineux primitif, qui était assez intense, à une teinte affaiblie simplement grise ; tous les jours il y eût relèvement crépusculaire, mais de telle sorte que la livrée nocturne fût de moins en moins riche.

Nous reviendrons plus loin sur ces phénomènes, en cherchant à en comprendre le mécanisme.

f) *Cycles de variation.*

Notion. — Il ressort des faits exposés que la livrée diurne et la livrée nocturne ne sont pas quelconques l'une par rapport à l'autre ; elles forment un système d'états chromatiques dont l'un conduit à l'autre moyennant un changement réversible, si bien que, désignant par ○ la livrée diurne généralement claire, par ● la livrée nocturne généralement obscure, on est amené à écrire comme dans le cas d'un équilibre chimique

$$\bigcirc \rightleftarrows \bullet$$

Ce symbole cyclique ne peut toutefois être pris ici qu'avec une signification qualitative, en tant qu'il indique le sens des changements pigmentaires, et à la réserve des quantités impliquées dans ces changements.

S'il est vrai en effet qu'il intervienne dans la variation périodique des changements réversibles tendant à se répéter périodiquement, il faut admettre aussi, pour expliquer que les livrées extrêmes ne gardent pas indéfiniment le même contraste, que les modifications pigmentaires ne se poursuivent pas à chaque période jusqu'à épuisement de la substance changeante, ou que

d'une période à l'autre cette substance, par suite de la variation continue, augmente ou diminue. En fait, les variations ont une apparence rythmique, mais le rythme n'est rigoureusement régulier ni pour le temps — nous reviendrons plus loin sur l'altération des phases sous diverses influences, — ni pour la quantité de substance changeante.

Les cycles de variation auxquels on a pratiquement affaire ne sont donc que des systèmes de deux changements inverses tendant à engendrer alternativement deux livrées différentes, mais dont les effets peuvent se compliquer de ceux d'une variation continue.

Lorsqu'un insecte est sujet à la variation périodique, on ne peut le rattacher rigoureusement ni à la variété de couleur qui correspond à sa livrée diurne, ni à celle qui correspond à sa livrée nocturne, il se rattache aux deux et sa couleur ne peut être définie que par son cycle.

Caractères. — En tenant compte du degré d'opposition entre les livrées associées dans un cycle, on peut distinguer des cycles très contrastants, des cycles simplement contrastants, des cycles peu contrastants.

La première qualification est applicable lorsque l'une des livrées ne semble rien contenir de l'autre, comme dans les exemples suivants :

gris, brun rouge (*Carausius*),
brun fauve, rouge jaune (*Carausius*),
gris, rouge brique (*Bacillus*).

Dans les cycles de cette sorte, la livrée diurne (colonne de gauche) fait l'impression d'une livrée décolorée ; on peut supposer que cet état correspond à la mise en œuvre de toute la substance modifiable.

Pourra être appelé simplement contrastant un cycle où l'opposition demeure marquée sans que la livrée claire puisse être dite décolorée :

gris légèrement teinté, acajou vif (*Donusa*).

Un cycle peu contrastant sera celui où l'opposition se ramène,

au moins à l'œil nu, à une différence de degré, comme dans certains exemples mentionnés plus haut à propos des *Carausius* et du *Bacillus*. Dans beaucoup de cas de ce genre on reconnaît à la loupe et dans de bonnes conditions d'éclairage des différences plus profondes ([1]).

Couleurs participantes. — Il y aurait à définir quelles couleurs, parmi celles que l'insecte est susceptible de prendre, peuvent faire partie d'un cycle, ou, ce qui est la même chose, quelles sont les *variétés de couleur* d'une espèce qui montrent la variation périodique. Sans chercher à résoudre la question dans toute sa généralité, on peut noter quelques points qui paraissent acquis.

1. La variation périodique ne se présente pas chez les individus simplement verts.

Cette conclusion, explicitement énoncée par Schleip pour *C. morosus*, est valable pour toutes les espèces étudiées ([2]).

De ce que le vert pur n'entre pas dans les cycles de variation, il ne faudrait pas conclure qu'il en est de même des livrées hétérogènes où il peut intervenir.

Schleip décrit chez des *C. morosus* verts à taches brunes ou orangées un changement périodique du clair à l'obscur, consistant surtout dans l'intensification et l'extension de ces taches. Nous avons observé chez *C. furcillatus* un cycle analogue, mais pourtant non superposable à ceux-là. L'insecte était vert pâle, vaguement strié de gris blanchâtre, et avait, au Ve uronotum, une double tache de cette couleur. Durant tout un temps il a présenté une variation périodique très manifeste, limitée aux parties non vertes, lesquelles se coloraient assez vivement en orangé aux approches du crépuscule, pour se décolorer à nouveau à l'aurore.

([1]) Les investigateurs qui se sont occupés des changements chromatiques sont unanimes à reconnaître que leur appréciation, dans le cas de faibles différences, offre de sérieuses difficultés. Schleip a cherché à les tourner en employant comme repères des aquarelles. Dans le même but nous nous sommes servis parfois de papiers teintés, mais nous avouerons que nous avons cherché notre meilleure sûreté dans la précaution d'observer à la lumière du jour (même les livrées dites nocturnes) et dans le parti de traiter comme nuls les résultats trop douteux.

([2]) Dans son travail sur les yeux à facettes des Orthoptères et des Termites, Jörschke (1914), amené à s'occuper de *Dixippus morosus*, affirme que l'espèce prend, de jour, une couleur claire, verte ou brune suivant le support, laquelle se change au crépuscule en une couleur sombre (*op. cit.*, p. 271) ; la couleur verte entrerait donc comme telle dans des cycles de variation.

D'après la manière dont les faits sont présentés, il ne semble pas que Jörschke ait observé lui-même ; mais alors, dans quelle source bibliographique a-t-il pu trouver que la couleur verte est changeante au sens dont il s'agit ici ?

Très localisé au début, le phénomène montra plus tard de la tendance à s'étendre aux dépens du fond vert, mais en s'affaiblissant.

2. La variation périodique n'est pas liée à une variété de couleur.

Dans ses conclusions générales, Schleip affirmait catégoriquement en 1911 que, chez *morosus*, toutes les variétés de couleur, sauf la verte, ont leur changement alternatif caractéristique (*op. cit.*, p. 127). Pourtant, dans le corps du travail il supposait l'existence d'autres « unveränderliche Varietäten », parmi lesquelles des rouge-jaunes et des jaune-brunes. Dans son dernier mémoire, le même auteur s'exprime un peu différemment sur le sujet : tous les individus qui ont dans leur hypoderme des pigments brun et orangé passent par des alternatives de plus sombre et plus clair (1915, p. 225), assertion à entendre sans doute des seuls pigments abondants, car les pigments indiqués existent aussi en petite quantité chez les individus verts (1911, p. 80).

D'autre part, Dobkiewicz (1912, p. 663) n'a pu constater la variation périodique que chez les individus de couleur rouge brunâtre, bien qu'il se soit appliqué à la saisir en employant comme repérage le procédé des aquarelles utilisé par Schleip.

Les faits que nous avons rapportés au sujet de *C. furcillatus* et même de *Bacillus* appuient la conclusion de Schleip en tant qu'elle affirme l'existence du phénomène chez plusieurs variétés de couleur, ou l'existence dans une espèce de plusieurs cycles de variation.

L'échec de Dobkiewicz tient sans doute à ce que certains cycles, parmi ceux qui sont fréquents, tendent à passer inaperçus faute de contraste, et que d'autres, aisés à remarquer (*fauve clair*, *acajou*, par exemple) sont relativement rares.

Nous nous abstiendrons d'affirmer que tous les individus non verts subissent la variation périodique ; on en trouve beaucoup chez lesquels elle est tout au moins malaisée à surprendre.

3. La variation périodique normale est une réponse à la variation nychthémérale de la clarté du milieu.

Entendons par variation périodique normale la variation où la couleur oscille entre une livrée diurne s'établissant à l'aurore et une livrée nocturne prenant la place de la précédente aux approches du crépuscule ou de la nuit, donc un phénomène

rythmique, réglé, au moins grossièrement, sur le rythme nychthéméral.

Une telle correspondance constitue déjà une présomption en faveur d'une relation de cause à effet entre le changement de clarté dans le milieu et le changement de couleur chez l'animal. Pourtant il ne manque pas de circonstances qui seraient par elles-mêmes peu favorables à cette idée, par exemple la persistance du rythme chromatique malgré l'uniformisation artificielle de l'éclairement, phénomène important déjà mentionné, sur lequel nous aurons à revenir. Il n'est donc pas hors de propos de chercher à réunir, au sujet de la relation indiquée, quelques renseignements ultérieurs.

On peut dans ce but s'adresser à l'expérimentation, ou mettre à profit quelques incidents spontanés.

1. Des *Carausius* changeants, mis à l'obscurité tandis qu'ils sont en pleine phase diurne, y prennent fréquemment, quoique pas toujours, leur livrée nocturne. Dans une expérience rapportée par Schleip, 20 0/0 des *morosus* mis en observation à 10 heures du matin avaient, 2 heures après, leur livrée sombre. Nos propres résultats concordent avec ceux-là :

I. — Trois larves avancées de *morosus*, chez lesquelles un même cycle *gris, brun noir* a été préalablement constaté, sont mises à l'obscurité totale à 10 h. du matin et visitées à 4 h. : la teinte nocturne est complètement établie chez l'une, partiellement chez une seconde, pas du tout chez la troisième.

II. — Deux larves à moitié développées de *furcillatus*, prises dans les mêmes conditions et soumises à la même épreuve n'ont pas réagi.

III. — Un *furcillatus* adulte à cycle très contrastant *brun fauve, acajou*, mis à l'obscurité à 3 heures du soir (été) avait sa livrée de nuit à 5 heures ; reporté alors à la lumière, il a repris sa livrée de jour en moins d'une heure et l'a conservée jusqu'à l'établissement normal de la teinte acajou, lequel a été retardé par rapport aux jours précédents.

IV. — Des *Bacillus* adultes, teinte paille sèche un peu rosée, sont enfermés à 8 heures du matin, au nombre d'une douzaine, dans une boîte fermant médiocrement : quelques heures après ils avaient tous une riche livrée nocturne rouge jaune.

Il se dégage de ces expériences : 1° que le passage du clair à l'obscur tend à faire apparaître la livrée nocturne ; 2° que cette influence n'a pas d'effet inéluctable, pouvant sans doute être inhibée par celle de causes antagonistes se rattachant à la disposition actuelle de l'insecte. Schleip conclut au fond dans le

même sens, en insistant surtout sur les facteurs internes.

2. Les expériences précédentes montrent les effets de la succession *lumière diffuse-obscurité ;* nous avons essayé sur des individus mélaniques la succession *soleil-lumière diffuse :*

V. — Un *morosus* et un *furcillatus* adultes, presque noirs, repérés au moyen de témoins de même couleur, sont retirés à 10 heures du matin de la chambre obscure à fente et exposés au soleil jusqu'à 2 heures du soir ; le premier réagit peu ou pas, le second devient couleur de bure sombre ; mis alors à la lumière diffuse, devant la fenêtre, il reprend en moins d'une demi-heure sa teinte du début.

Il est aisé de voir que l'insolation, en affaiblissant la couleur initiale, a produit un effet comparable à l'établissement d'une livrée diurne et que l'ombre a eu un effet comparable à l'établissement d'une livrée nocturne, bien que produit en plein jour.

L'expérience a été reproduite avec les mêmes résultats sur des larves à motié développées de l'une et l'autre espèce.

3. On a fréquemment l'occasion d'observer un phénomène de variation spontané, correspondant à des conditions d'éclairement qui répètent à peu près celles de la variation normale. Il s'agit de la réaction à l'obscurcissement temporaire du ciel au moment d'un orage ou d'une forte pluie d'été, survenant subitement.

Ici, la clarté du milieu fait une oscillation complète, dont les deux phases reproduisent à la durée près celles du changement nychthéméral, et on trouve que la réaction elle-même se caractérise comme une oscillation chromatique supplémentaire, intercalée dans la phase diurne de l'oscillation normale : on ne saurait demander une meilleure démonstration du rapport de cause à effet entre les changements de clarté et les changements de couleur.

Le phénomène a pu être observé à plusieurs reprises chez l'un et l'autre *Carausius* et une fois chez *Donusa*. Il ne se montre pas chez tous les individus, même quand ceux-ci paraissent très pareils, et suppose donc une impressionnabilité chromatique particulièrement marquée, nouvelle preuve du rôle des facteurs internes. Nous n'avons précisé ni le moment où commence à apparaître la livrée nocturne, par rapport au premier obscurcissement du ciel, ni celui du changement inverse au retour de la lumière.

Bornons-nous à deux exemples :

VI. — *Carausius furcillatus* adulte à cycle très contrastant *brun fauve, acajou ;* gros orage vers 6 heures du soir (mai) ; au moment le plus sombre, l'insecte a sa livrée nocturne ; il reprend celle de jour après l'orage et la livrée nocturne normale ne s'établit qu'avec un retard sur les jours précédents.

VII. — Deux larves de *morosus* à moitié développées, montrant depuis plusieurs semaines un même cycle très contrastant *gris, brun marron ;* orage à 2 heures du soir (juillet) ; au moment le plus sombre, l'un des deux insectes a sa livrée de nuit, l'autre est inchangé ; le premier redevient assez rapidement gris au retour de la pleine clarté.

On voit reparaître dans l'observation V une particularité déjà remarquée dans III : l'influence retardatrice d'une variation accidentelle sur la variation normale.

Cette impressionnabilité des Phasmides à l'obscurcissement produit par un orage ne peut que rappeler celle de certains oiseaux qui, dans les mêmes circonstances, gagnent leurs refuges de nuit. Nul doute que ces Insectes ne soient sensibles à plus forte raison à une éclipse de soleil et qu'ils ne réagissent comme tant d'autres animaux au grandiose phénomène en prenant leur manière d'être nocturne.

h) *Les deux changements inverses ne correspondent pas à une même clarté du milieu.*

Dans un cycle normal on a affaire à deux réactions réversibles et dépendantes (pas uniquement il est vrai) de la clarté du milieu. On pourrait s'attendre à ce que la réversion se produise pour les deux à une même clarté, comme elle se produit dans un équilibre chimique aux mêmes conditions extérieures. Ce n'est pas le cas.

Le passage de la teinte nocturne à la teinte diurne a lieu, règle générale, de très bonne heure, quand la clarté du ciel est encore faible ; le plus souvent on le trouve accompli à un moment où l'observation n'est pas possible sans le secours d'une lumière artificielle. Pour les *Carausius*, le passage inverse a lieu, en été, dès les premiers moments où on peut parler d'une diminution de la clarté du jour, et, sauf exceptions, avant le coucher du soleil. Il y a d'ailleurs de nombreuses différences tenant aux individus, aux espèces, à la saison [1].

[1] Un *Car. furcillatus* et divers *Bac. Rossii* observés au milieu de novembre ne prenaient leur livrée nocturne qu'à la nuit close.

Voici deux exemples :

I. — Deux larves de *Car. morosus* à moitié développées, à cycle *gris, marron*, sont observées ensemble ; le 1er août à 7 h. 1/4 (soleil brillant, près de se coucher), la livrée nocturne est déjà complètement établie pour les deux ; le 3 août à 6 h. 30 (soleil brillant, encore haut sur l'horizon), elle est seulement commençante (apparition de brun roux sur certains points de l'abdomen).

II. — Deux larves de *Car. furcillatus* assez pareilles aux précédentes, à cycle *gris, marron*, sont observées ensemble ; le 1er août à 7 h. 1/4 (soleil brillant, près de se coucher), l'une des deux ne montre encore aucun changement, l'autre ne fait que de commencer à changer (retard d'environ une heure sur *morosus*).

En somme les deux réactions, mais surtout celle du soir, sont précoces par rapport à l'apparition ou à la disparition du soleil, qui les commande.

En combinant ces données avec ce que nous avons vu ci-dessus des effets d'un obscurcissement accidentel du ciel survenant en plein jour, on peut dire que l'intensité d'éclairement compatible avec la livrée nocturne ne saurait être déterminée photométriquement, elle varie même avec l'heure du jour : faible le matin (alors que la couleur sombre disparaît devant les premières lueurs du jour), elle est plus élevée durant la journée (établissement de la livrée nocturne à un obscurcissement fortuit laissant pourtant une clarté plus grande que celle du jour naissant), plus élevée encore aux approches du crépuscule (établissement de cette livrée quand le soleil est encore haut sur l'horizon).

Mais tous les cas n'entrent pas dans la formule précédente. Il est fort curieux de constater qu'un degré d'obscurcissement assez faible, efficace pour provoquer en plein jour la livrée nocturne quand il est dû à un orage, ne le serait généralement pas dans un essai expérimental : il faut alors un obscurcissement très considérable et une durée d'action assez prolongée. C'est ainsi que plusieurs des *Carausius* à cycle contrastant bien régulier, avec lesquels nous avons déjà expérimenté plus haut, prennent leur livrée nocturne si on les fait séjourner durant quelques heures à l'obscurité complète, mais non si on se contente de les mettre dans la chambre obscure à fente.

A propos des états alternatifs d'activité générale et de repos, autre forme de la réaction des Phasmides au changement nych-

théméral de l'éclairement, Stockard a également remarqué que les *Aplopus* [1], de même que certains oiseaux, deviennent actifs le matin de très bonne heure, bien avant que la clarté du ciel soit équivalente à celle qui, le soir, provoque leur entrée en repos. Il en prend occasion d'examiner si la fatigue serait pour quelque chose dans ce comportement, mais les expériences faites en vue d'éprouver cette hypothèse l'amènent à la rejeter.

i) *La variation périodique normale est indépendante dans une large mesure de la clarté absolue du milieu.*

Le fait que nous désirons simplement souligner ici c'est que la variation périodique normale, prise comme ensemble, n'est pas liée à des valeurs absolues des intensités d'éclairement et ne dépend que de leur différence à deux époques rapprochées, ou de la variation. Elle a lieu en effet les jours clairs et les jours sombres, aux places recevant bien la lumière et à celles qui la reçoivent mal.

Nous avons eu l'occasion de constater qu'elle peut se produire dans la chambre obscure à fente, où se trouvent réalisées les conditions favorables au développement continu des pigments sombres chez les *Carausius*. Qu'il suffise de rappeler l'expérience rapportée plus haut (*e*, I), comme exemple de superposition de la variation périodique à une variation continue.

j) *La variation périodique peut être limitée, pour un même individu, à une période de la vie évolutive.*

Le cas auquel nous venons de nous référer est celui d'un *morosus* observé à l'obscurité ménagée, chez lequel la variation périodique ne s'est montrée qu'à l'état larvaire, alors que se développait la surabondance de pigments sombres qui a amené la coloration fixe définitive. On rencontre des exemples de la

[1] L'orthographe originale et régulière de ce nom de genre, dû à Gray, est *Haplopus*. Elle est maintenue, comme elle devait l'être, par Redtenbacher (*in* Brunner u. Redtenbacher, 1908). Le nom *Aplopus* (Rehn) ne sera employé par nous que pour l'exactitude de la référence bibliographique.

même limitation chez des individus vivant à la pleine lumière.

Un jeune *furcillatus* de 30 mm. (stade III), remarqué pour sa coloration brun sombre au milieu d'une nombreuse population d'individus verts, est isolé et suivi à part, à une place bien éclairée ; sans mue, il vire lentement au gris cendré, puis fait sa troisième mue sans autre changement ; durant les premiers temps du stade très prolongé qui suit (stade IV équivalent au V, une mue ayant été supprimée), il montre une variation périodique à cycle *gris simple*, *gris brique jaunâtre*, peu contrastant mais bien saisissable et très régulier, sauf pourtant les jours sombres ou orageux ; plus tard la variation s'atténue ; après la dernière mue, la teinte diurne, devenue la livrée habituelle, passe progressivement à une teinte olivâtre persistante. Nous pourrions ajouter plusieurs observations du même genre.

k) *Les changements impliqués dans un cycle peuvent être provoqués par des excitations indépendantes de la lumière.*

On conçoit que la variation périodique présuppose, comme condition histologique, l'existence des pigments correspondants à la double livrée et, comme condition physiologique générale, une impressionnabilité suffisante. Celle-ci tient sans doute à des conditions complexes, mais il ne semble pas aventureux de supposer qu'elle comporte une mobilité particulière des corpuscules de pigment, les changements de couleur à déterminer ne pouvant, à cause de leur rapidité, être produits que par des déplacements de ces corpuscules.

Les deux conditions supposées, la couleur se trouve en quelque sorte en état d'équilibre instable, et on entrevoit que les changements pourront être amenés par toute excitation, quelle qu'en soit l'origine, qui pourra lancer les déplacements corpusculaires. Nous avons réuni un certain nombre d'observations relatives à cet ordre de faits.

1. — Un *Car. furcillatus* adulte, aveuglé par badigeonnage des yeux et gardé en outre à la chambre obscure à fente, avait déjà à 6 heures du soir sa livrée nocturne brun rouge ; pris à la main et manipulé quelque temps pour des mensurations de pièces squelettiques, il se débat, et on constate qu'il est revenu entre temps à sa teinte diurne cendré clair.

II. — Deux *Car. furcillatus* adultes, d'une même couleur brun sombre, dont l'un avait été aveuglé par badigeonnage des yeux, étaient suivis comparativement au plein jour ; l'aveugle ayant été saisi entre les doigts et s'étant débattu tandis qu'on lui appliquait une nouvelle couche de peinture, on reconnaît, en le comparant au témoin, que sa couleur a sensiblement faibli.

III. — Le *Car. furcillatus* adulte, auquel nous avons emprunté plus haut un exemple de cycle très contrastant *brun fauve, rouge jaune*, s'est prêté durant plusieurs jours à l'expérience facultative que voici ; saisi à une heure quelconque du jour, tandis qu'il se trouvait en pleine phase diurne, et manipulé quelque temps, il prenait en quelques minutes sa couleur nocturne, d'abord sous la forme de taches discontinues, puis sous celle de revêtement presque uniforme ; laissé ensuite en repos, il reprenait sa livrée diurne, ce second changement demandant plus de temps que le premier, une heure par exemple, mais se faisant néanmoins, pourvu que le moment de l'expérience eût été convenablement choisi par rapport à celui du changement crépusculaire (la lumière pouvait y intervenir).

IV. — Un *Bacillus Rossii* adulte, chez lequel la variation périodique avait été préalablement constatée, est trouvé à 8 heures du matin avec une livrée mixte, les arêtes tergo-latérales ayant déjà pris leur teinte diurne au thorax, où elles sont blanches, mais conservant celle de nuit à l'abdomen où elles sont rouges ; saisi à la main il se débat et rejette du sang par saignée réflexe entre le quatrième et le cinquième segment abdominal [1] ; pendant ce temps, les arêtes tergo-latérales du thorax reprennent leur teinte nocturne rouge.

V. — Le même insecte ayant été plus tard amputé du bout de l'abdomen, le tronc reprit en quelques minutes sa livrée nocturne la mieux marquée.

Il est fort remarquable que les excitations responsables du déclenchement des mouvements pigmentaires ne paraissent pas en déterminer le sens ; celui-ci dépendrait plutôt de l'état initial, ou des positions occupées par les corpuscules au moment de la rupture d'équilibre. On voit en effet que, si dans les observations I et II la livrée diurne accompagne les mouvements défensifs provoqués par les manœuvres de la contention, dans l'observation III c'est au contraire la livrée nocturne qui survient après une excitation du même genre ; dans IV et V cette même livrée s'est établie à la suite d'une perte de sang par saignée réflexe ou traumatique.

Il y a lieu de rapprocher de ces faits une constatation déjà ancienne, faite en 1873 par Brauer, sur un *Chrysopa vulgaris* (Neuropt.). Soumis à un refroidissement progressif, l'insecte dont

[1] L'insecte n'avait auparavant aucune blessure. La saignée réflexe, fréquente chez d'autres Orthoptères (Cuénot, 1897), est au moins très rare chez les Phasmides.

il s'agit commença par montrer des taches rougeâtres qui finissaient par confluer, toute la peau devenant rouge chair à 0° R, pour reprendre par le réchauffement sa couleur verte primitive. Leydig (1876) a vu là un beau cas de changement de couleur dû à l'activité des chromatophores chez les Insectes. L'analogie avec les faits qui viennent de nous occuper chez les Phasmides est très réelle, si l'on considère la rapidité des changements de couleur et le fait que la lumière n'y intervient pas. Dans le cas du Névroptère cet excitant a été remplacé par la chaleur et la couleur verte est entrée telle quelle dans le cycle de variation, circonstance non encore constatée dans les cycles des Phasmides.

Nous devons rappeler encore, à l'occasion des effets que nous sommes amenés à rattacher à des pertes de sang, que d'après v. Frisch (cité par Polimanti, 1912, p. 302), les chromatophores des Poissons sont mis en état d'activité par l'anémie (aussi bien que par une pression locale), les mouvements consécutifs correspondant à leur expansion, et tendant par suite à faire apparaître la livrée nocturne.

l) *Persistance du rythme à l'obscurité continuée.*

En conformité avec les faits remarquables découverts par Gamble et Keeble chez les Crustacés, Schleip a constaté chez *Car. morosus* que la variation périodique n'est pas supprimée du coup lorsqu'on soumet l'insecte à l'obscurité continue, mais se modifie progressivement : le rythme devient irrégulier, le contraste s'affaiblit, la phase claire est abrégée au profit de la phase obscure qui finit généralement par devenir persistante, l'intercalation d'un séjour à la lumière même peu prolongé étant d'ailleurs suffisant pour faire reparaître l'alternance ; un éclairement artificiel prolongé produit des effets en partie analogues, en partie inverses.

L'exploration de notre matériel nous a permis de confirmer ces résultats dans ce qu'ils ont de plus caractéristique. Afin d'éviter les longueurs nous nous abstiendrons d'entrer dans les détails. Ajoutons seulement deux remarques.

1. S'il est déjà vrai que le comportement des Phasmides exclut toute rigueur mathématique lorsqu'il s'agit des conditions nor-

males, cela est encore plus vrai à des conditions non normales. Il semble que les facteurs internes prennent alors plus d'importance et la diversité qui en résulte se concilierait plus difficilement avec des formules trop absolues.

2. Etant donné que l'obscurité ménagée, définie comme il a été fait plus haut, se prête à l'établissement d'une variation à rythme régulier, on pouvait se demander comment elle agirait vis-à-vis d'une variation établie antérieurement à la lumière libre. Des expériences faites sur des *Bacillus Rossii* pris dans ces conditions ont montré que son action n'est pas différente de celle de l'obscurité totale sur des *Carausius* : il y a donc persistance et altération du rythme non seulement à la suppression totale, mais aussi à une chute brusque de la clarté du milieu.

m) *Influence de l'aveuglement sur la variation périodique et sur la variation continue.*

Nous avons cherché à observer les changements chromatiques comparativement sur des Insectes aveuglés et sur des insectes normaux.

L'aveuglement a été réalisé en recouvrant les yeux d'une couche de *vernis noir japonais*, peinture commerciale assez fine et d'un emploi aisé à cause de la volatilité du solvant, plus opaque, à épaisseur égale, que le bitume de Judée.

L'aveuglement par simple badigeonnage, déjà employé par Stockard (1908) sur *Aplopus*, par Schleip (1911) sur *Carausius*, a l'inconvénient de comporter une réelle incertitude sur la suppression de la vue. Par contre, il est rapide et il élimine les complications entraînées par la perte de sang ou les traumatismes graves [1].

[1] Le badigeonnage est supporté avec une surprenante insouciance. Pendant l'opération l'insecte s'agite et doit être contenu dans une attitude gênante, mais on ne remarque pas que ces mouvements de défense soient plus vifs au contact de la peinture et, quand il est replacé sur son rameau, il n'y a jamais de tentative d'essuyage. Pourtant les Phasmides ne sont pas incapables de se défendre, à l'occasion, contre un contact importun : nous avons vu un *Donusa* se servir très adroitement d'une de ses pattes postérieures pour chasser une petite larve de Cercopide qui se promenait sur son abdomen. La différence de comportement dans ce cas et dans celui des insectes aveuglés tient sans doute à ce que le tégument abdominal, affecté à la sensibilité générale, porte des poils tactiles, tandis que l'œil, organe de sensibilité spécialisée, en paraît dépourvu.

Voici les constatations faites.

L'aveuglement par badigeonnage n'arrête pas la variation périodique.

I. — L'opération est pratiquée dans la matinée du 23 octobre sur un *Bacillus Rossii* à variation très régulière, à cycle très contrastant *gris, rouge brique ;* ce jour-là même et les jours suivants la livrée nocturne n'en continue pas moins à s'établir à 5 h. 3/4, comme la veille de la mise en expérience.

L'aveuglement n'arrête pas davantage la variation continue à longue échéance ; il peut la ralentir.

II. — Deux *Car. furcillatus* adultes, retirés presque noirs de la chambre obscure à fente, sont observés comparativement au plein jour, l'un étant aveuglé, l'autre laissé normal. Il y a variation périodique à cycle peu contrastant et pareille, au moins en gros, pour les deux ; il y a en même temps affaiblissement lent de la couleur ; celui-ci est à marche plus lente chez l'individu aveuglé, lequel demeure jusqu'à la fin plus obscur que le témoin.

III. Trois larves de *C. furcillatus* au stade V, retirées tout à fait noires de la chambre obscure à fente, sont installées au plein jour, une seule étant aveuglée (le badigeonnage sera renouvelé après chaque mue). La couleur faiblit assez rapidement et, durant les premiers temps, de la même manière pour les trois, mais finalement l'aveugle donne un adulte de couleur encore fumeuse, tandis que les témoins deviennent gris.

Ces derniers résultats sont assez concordants et conformes, pour le fond, à la conclusion générale de Stockard, que l'aveuglement ne supprime pas toute sensibilité aux excitations lumineuses, mais amène du retard dans les réponses. La conclusion toutefois, non applicable aux variations rapides, d'après l'expérience I, devrait être appuyée sur des faits plus nombreux pour être acceptée comme générale pour les variations lentes. Schleip considère l'influence de l'aveuglement comme inconstante.

n) *Influence de l'affaiblissement sénile.*

La variation périodique est évidemment à ranger parmi les phénomènes physiologiques qui manifestent à une époque donnée la vitalité de l'insecte. Il faut donc s'attendre à la voir se modifier à mesure que s'accentue l'affaiblissement général dû à la vieillesse. Nous sommes loin d'avoir réuni les données d'une

étude même sommaire de ce point particulier. Nous citerons néanmoins un cas relatif au *Bacillus Rossii* où apparaissent déjà le fait et le sens général de la modification.

Il s'agit d'un insecte devenu adulte au milieu de mai, et mort d'épuisement sénile à la fin de novembre. Au début de sa vie imaginale il était d'un rouge vineux foncé. Durant la plus grande partie de juin, sa couleur a été matin et soir l'objet d'un contrôle régulier dont les résultats ont été utilisés plus haut comme exemple de variation périodique à cycle peu contrastant. Les contrôles, interrompus pendant plusieurs mois à partir de juillet, ont été repris en octobre, mais on s'est contenté alors d'une vérification matinale effectuée tous les dix jours. La fiche d'expérience mentionne : le 9 octobre, une livrée diurne appauvrie (gris terne) ; le 19 et le 29 octobre, le 8 novembre, une livrée nocturne (rouge brique) assez marquée ; le 18, une livrée diurne pauvre (gris brunâtre) ; le 28, une livrée nocturne riche, qui persiste jusqu'à la mort survenue le 30.

Pour isolées et discontinues que soient ces constatations, elles montrent que la variation périodique est devenue irrégulière du seul fait de la vieillesse, mais n'a pas été totalement supprimée.

o) *Comparaison avec la variation périodique des Crustacés.*

Des travaux justement célèbres de Pouchet venaient de mettre hors de doute l'existence d'un rapport entre l'action de la lumière et le fonctionnement des cellules pigmentaires, lorsque S. Jourdain fut amené, par ses observations sur *Nika edulis*, à conclure que cette crevette, « au moins lorsqu'on l'étudie en captivité, n'a pas la même couleur la nuit que le jour » (Jourdain, 1878, p. 302).

C'était le premier exemple d'une périodicité chromatique retrouvée plus tard chez des Poissons [1], mais connue surtout d'après *Hippolyte varians* Leach et quelques autres Crustacés supérieurs, grâce aux belles recherches de Gamble et Keeble

[1] La découverte de la variation périodique des Poissons semble avoir été faite à peu près simultanément en 1897 chez diverses espèces et par divers investigateurs ; elle est attribuée par Piéron à Saville Kent (*Latris*) et par Schleip à Verril (*Fundulus*, *Salvelinus*).

(1900). Parmi les faits que ces derniers investigateurs ont établis, les suivants sont fondamentaux dans la question : 1° contrairement à l'opinion de Pouchet, l'alternance régulière du jour et de la nuit provoque chez *H. varians* une expansion et une contraction rythmiques des éléments pigmentaires, auxquelles correspondent deux couleurs distinctes ; 2° la phase nocturne est associée à un état nerveux tout autre que celui du plein jour, se traduisant par des manifestations physiologiques diverses ; 3° le rythme persiste, au moins pour un temps, à l'obscurité ou à un éclairage artificiel continus ; il persiste aussi chez les individus aveuglés, mais altéré, ces individus mettant plus de temps que les normaux à accomplir le cycle entier des changements; 4° la livrée nocturne, toujours claire, et associée à une transparence particulière du corps, n'est pas adaptative. — D'après des recherches ultérieures de Keeble et Gamble (1914), la teinte définitive qui s'établit à l'obscurité continue, dans le cas de *Palæmon squilla* et de divers *Macromysis*, est celle qui correspond à la rétraction des cellules pigmentaires.

Dans un travail récent paru ici même, Piéron (1914) étudie la variation périodique chez un Isopode, *Idotea tricuspidata* Desm., où elle avait échappé à de précédents investigateurs de l'espèce, notamment à Matzdorff. Les Idotées ont une livrée nocturne claire (rétraction des chromatophores), quelles que soient leur couleur diurne propre et la couleur du fond. Il y a persistance rythmique après uniformisation des conditions extérieures, qu'il s'agisse d'individus normaux mis à l'obscurité continue ou d'individus aveuglés, mais elle n'est pas indéfinie : il se produit du décalage dans les heures des changements, de l'affaiblissement dans les oppositions, de l'altération dans la durée des périodes.

Tels sont les principaux faits chez divers représentants des Décapodes, des Schizopodes et des Isopodes, où le phénomène de l'oscillation chromatique est maintenant connu.

Après avoir rappelé les résultats de Gamble et Keeble, Schleip (1911) constatait, sans insister, que *Dixippus morosus* se comporte comme *Hippolyte varians*, mais avec une persistance du rythme plus marquée. Dans son dernier travail (1915), il précise que le changement de *Dixippus* se distingue de celui des Crustacés et des Poissons : 1° parce que le pigment ne s'y déplace pas dans des chromatophores typiques, 2° parce que la

persistance à l'obscurité est plus prolongée, 3° parce que l'influence des excitations lumineuses est plus lente.

Nous avons eu occasion, dans plusieurs des paragraphes qui précèdent, de mentionner un assez grand nombre de particularités chromatiques communes aux Crustacés et aux Phasmides.

En premier lieu, il est assez remarquable de trouver, à la base même des rapports entre les changements chromatiques et la lumière une même loi : dans les deux groupes, une diminution de la quantité de lumière reçue favorise le développement lent des pigments non verts, et le maximum d'effet paraît lié à un optimum d'éclairement, qui n'est ni la pleine lumière, ni l'obscurité complète ; chez les Phasmides l'optimum est variable avec les espèces.

Dans les deux groupes, une variation lente et continue peut aller de pair avec une variation rapide et alternative, la première ne pouvant résulter que de néoformations ou de destructions pigmentaires et la seconde de simples migrations : celle-ci, qui est réglée sur le rythme nychthéméral, est une conséquence des variations de clarté qui le caractérisent, mais suppose en plus des facteurs internes responsables de la persistance et des irrégularités qui surviennent fréquemment : on peut admettre parmi eux, vraisemblablement, des résidus — d'ailleurs bien indéfinissables dans leur entité — laissés par les excitations périodiques antécédentes, résidus qui seraient capables d'impliquer les centres nerveux dans les phénomènes et de créer une sorte d'automatisme d'habitude (« after-effect » de Keeble et Gamble, « Nachwirkungen » de Schleip ?).

Ce parallélisme fondamental rappelé, nous nous arrêterons un peu sur quelques points en particulier, en cherchant à préciser comparativement pour chacun d'eux les convergences aussi bien que les divergences des deux groupes d'animaux.

1. *Pigments non cuticulaires dans les Crustacés et les Phasmides.* — De part et d'autre, la couleur est due très principalement aux modifications de la lumière par un petit nombre de pigments étrangers à la cuticule — il sera question des pigments cuticulaires dans une autre section, — mais ceux-ci, déjà très diversifiés chromatiquement et sans doute aussi chimiquement, diffèrent encore d'un groupe à l'autre par leur état physique et leur mode de distribution.

Chez les Crustacés, les pigments peuvent se présenter, d'après Piéron (*op. cit.*, p. 70), sous la forme de substance dissoute, de granules libres (« cérulins » de Pouchet) et de granules inclus dans des cellules spéciales, les chromoblastes [1], susceptibles d'expansion et de rétraction. Ces derniers paraissent constituer les pigments proprement dits ; dans *Hippolyte* ils sont rouges ou jaunes.

Chez *Carausius morosus*, Schleip (*op. cit.*) a trouvé quatre pigments : un vert, un gris, un jaune-rouge (orangé 1915), un brun sépia ; ils sont tous représentés par des corpuscules et logés dans les cellules mêmes de l'épithélium cutané [2] ; ici les cellules pigmentaires sont inaptes aux déformations actives, mais les corpuscules eux-mêmes, dans le cas des pigments jaune-rouge et brun, peuvent se déplacer au sein de leur cytoplasme.

Sans avoir repris sur notre matériel l'étude directe du sujet, nous avons pu faire incidemment plusieurs constatations qui cadrent en général avec les conclusions de Schleip. Pourtant, en plus du pigment orangé, nous avons fréquemment observé dans l'un et l'autre *Carausius* un pigment rouge groseille, qui en aurait à très peu près la manière d'être. Mais il reste vrai en tout cas que, chez les Phasmides, les pigments sont corpusculaires et localisés dans les cellules de l'épithélium cutané, alors que chez les Crustacés ils sont corpusculaires ou non et localisés ou non dans des cellules spéciales.

Un épithélium pigmentaire doit être par le fait même un épithélium opaque ; aussi la peau d'un Phasmide n'a-t-elle jamais la translucidité de celle d'un Crustacé mince. Il en résulte que l'hémolymphe, fortement colorée en vert chez ces Insectes, comme c'est si souvent le cas chez les espèces phytophages, ne contribue pas ou ne contribue que légèrement à leur couleur ; la teinte d'un *Bacillus* vert ou brun est la même sur le vivant

[1] Le support anatomique du pigment était, pour Pouchet, une cellule, le chromoblaste. Pour Keeble et Gamble (1904), c'est un organe complexe, souvent pluricellulaire, pour lequel ils réservent le nom de chromatophore ; chez les Schizopodes et les Décapodes il comprend un centre avec un ou plusieurs pigments et des bras rétractiles (au moins équivalemment).

[2] Schleip (*op. cit.*, p. 73) fait remarquer que les chromatophores — le mot étant pris ici dans le sens de cellule pigmentaire différenciée — sont très rares chez les Insectes. Signalons, comme constituant un type bien caractérisé de ces éléments, ceux qu'on trouve dans les centres nerveux de certaines chenilles, grandes cellules intercalaires insinuant leurs expansions entre les cellules nerveuses (Pantel, 1909).

et sur un lambeau de peau excisé et lavé [1]; les membranes articulaires tendent parfois à faire exception. L'opacité de la peau met pareillement hors de cause, en tant que déterminants de la couleur générale, les pigments non figurés présents dans quelques organes internes, comme le corps adipeux ou les organes génitaux.

2. *Changements pigmentaires.* — Les modifications pigmentaires susceptibles d'influer sur la couleur de l'animal peuvent être de plusieurs sortes. On conçoit comme devant intervenir le plus régulièrement : des modifications quantitatives et qualitatives dues à la transformation d'un pigment en un autre, des modifications quantitatives dues à une augmentation par néoformation ou à une diminution par résorption, et des modifications purement situelles ne supposant que des déplacements.

α. Il se pourrait que, chez les Crustacés, le rôle des modifications par transformation ne fût pas nul. Keeble et Gamble (1904) admettent comme probable que la substance bleue cause de la couleur nocturne d'*Hippolyte* se produit aux dépens des pigments rouge et jaune et exsude des chromatophores pour envahir la cavité générale et se détruire ultérieurement. Piéron signale d'autres espèces où la livrée nocturne est pareillement caractérisée par un pigment dissous, bleu ou vert, mais l'origine de ces substances demeure pour lui très douteuse (*op. cit.*, p. 73).

En tout cas, aucune transformation de ce genre n'est connue jusqu'ici chez les Phasmes, et serait-on amené à en admettre, leur influence sur la couleur demeurerait limitée, comme celle de l'hémolymphe, par l'opacité de la peau.

β. Les néoformations et les destructions ont été relativement peu étudiées. Gamble et Keeble mentionnent toutefois pour *Hippolyte* un changement lent, sympathique, accompagnant la modification de son algue de prédilection. A propos de l'Idotée, Piéron s'est nettement posé la question de savoir si elle manifeste une adaptation chromatique à longue échéance supposant une néoformation de pigments, mais les animaux qu'il a mis en expérience pour la résoudre ne lui ont montré durant trois semaines que les changements rapides et alternatifs ordinaires.

S'il s'agit des Phasmides, l'existence de cette catégorie de

[1] Une remarque analogue a déjà été faite par Schleip (1911).

modifications ne saurait être mise en doute, comme il ressort des renseignements fournis plus haut (*e*).

La double caractéristique de ces changements quantitatifs est de s'accomplir avec lenteur et d'être continus, tout au moins pendant une longue période. Ils sont impliqués dans les adaptations homochromes, dont nous nous occuperons plus loin, et ce serait encore là un trait commun avec *Hippolyte*. On serait probablement fondé à admettre qu'il se produit des changements de cette sorte pendant toute la vie de l'insecte, mais qu'ils n'acquièrent assez d'importance pour être remarqués que dans des conditions déterminées, lorsque survient une modification dans le physiologisme général. C'est à eux que doivent être imputés les changements non réversibles, relativement fréquents chez les adultes et les altérations de teinte qui sont presque la règle dans la vieillesse.

γ. Les modifications situelles sont nettement caractérisées et relativement aisées à observer chez les Crustacés, où elles se présentent, tout au moins à première vue, comme entièrement passives du côté des corpuscules eux-mêmes et simplement dues à une rétraction ou à une expansion de bras cytoplasmiques, faisant apparaître ou disparaître des interespaces clairs. En réalité, ces apparences pourraient tenir, comme plusieurs inclinent à l'admettre (Gamble et Keeble, Piéron), à des déplacements de granules se faisant tantôt dans un sens centripète, en laissant les bras invisibles, tantôt dans un sens centrifuge en les envahissant à nouveau et les rendant visibles [1]. A l'inverse des changements quantitatifs, ceux-ci sont rapides et alternatifs.

Chez les Phasmides, où les pigments sont localisés dans des cellules dépourvues de prolongements, inaptes aux déformations actives, les modifications situelles ne peuvent consister que dans des migrations des corpuscules eux-mêmes. De telles migrations ont été effectivement avérées par Schleip (*op. cit.*, p. 87 et sq.) pour les pigments jaune-rouge et brun de *morosus*; elles sont alternatives et se font en direction horizontale pour le premier,

[1] La question semble avoir fait un pas dans le sens de cette opinion, bien que par voie indirecte, par le fait que dans les cellules pigmentaires d'un poisson, *Fundulus heteroclitus* L., Spaeth aurait réussi à mettre photographiquement en évidence les migrations centrifuges ou centripètes des granules de mélanine (citation d'après Piéron).

et pour le second en direction horizontale ou verticale, les déplacements verticaux ayant pour effet de rapprocher les corpuscules de la surface en les amenant au-dessus du noyau (état obscur), ou de les éloigner en les ramenant au-dessous (état clair) [1].

Qu'il s'agisse des Crustacés ou des Insectes, le fait des déplacements constatés pose la question ultérieure de savoir quel rôle y revient exactement aux corpuscules : est-ce un rôle actif et autonome, ou un rôle passif, subordonné à des mouvements intimes du cytoplasme ?

Schleip discute les deux hypothèses à propos du *Car. morosus*. Un rôle actif répondrait mieux à ce qui se passe dans les chromatophores des poissons et dans les cellules pigmentaires de la rétine chez diverses espèces. — Notons pourtant qu'il sera toujours difficile de se prononcer sur un point de cette nature d'après l'observation directe. D'une part, en effet, la structure fine de la matière vivante échappe en général au pouvoir résolvant du microscope et on ne saurait légitimement écarter l'influence possible d'une modification de cette structure. D'autre part, s'il est assez conforme aux principes de la biologie générale d'accepter l'idée de mouvements propres quand il s'agit d'un organite cellulaire pouvant se ramener à une portion différenciée de protoplasme, comme serait un leucite, cela devient beaucoup moins rationnel s'il s'agit d'une particule de substance chimiquement définie, comme la mélanine, qui ne peut avoir d'autre signification que celle d'une inclusion.

Resterait la seconde hypothèse. Schleip objecte contre elle que des courants protoplasmiques, s'ils existaient, devraient entraîner aussi les granules de pigment vert, et ils ne sont pas entraînés, chez *morosus*. — L'objection n'aurait toute sa force que si l'on supposait des courants d'ensemble, entraînant massivement la charpente réticulée du cytoplasme aussi bien que le contenu de ses mailles ; elle en perd une grande partie dans l'idée d'un réticulum représentant essentiellement l'appareil dynamique de la cellule et comme tel susceptible de contractions et de relâche-

[1] Schleip conclut de ses dernières recherches (1915) qu'il n'existe pas chez *Dixippus* d'éléments nerveux sensitifs affectés aux fonctions dermatoptiques et que les migrations pigmentaires s'accomplissent dans les cellules épithéliales sans une participation au moins directe du système nerveux.

ments locaux, pouvant avoir pour effet de chasser d'un point à un autre des inclusions relativement volumineuses, à la condition que la structure intime, temporairement détruite sur leur passage, se reconstitue derrière elles, suivant le privilège fondamental de la matière vivante. Il n'y a aucune contradiction à supposer que les corpuscules verts, peut-être en raison de leur nature spéciale, ou de leur mode de formation, adhèrent à certaines trabécules particulièrement résistantes et élastiques plus intimement que les bruns, et par là échappent aux déplacements.

Quoi qu'il en soit de cette question de théorie, un point à retenir en pratique c'est qu'en raison de la coexistence fréquente, pour ne rien dire de plus des changements quantitatifs et des changements situels, la couleur de l'insecte, à un moment donné, dépendra de la combinaison des deux.

3. *Tendance à la variation périodique.* — La tendance à la variation périodique est très inégalement prononcée dans les Crustacées et les Phasmides.

Dans le cas d'*Hippolyte varians*, le phénomène a été décrit par Gamble et Keeble comme général, sans limitation à certaines variétés de couleur ou « Colour Forms », ni à certains représentants de ces variétés. Dans celui d'*Idotea tricuspidata*, étudié par Piéron, le comportement nocturne s'est montré identique dans tous les lots : « Qu'il s'agisse d'Idotées placées sur fonds clairs ou sombres, ou sur algues vertes, rouges ou brunes, la nuit toutes sont transparentes et nettement vertes, avec rétraction complète des chromoblastes foncés devenus punctiformes » (*op. cit.*, p. 51). Il est vrai qu'une précision restrictive de Minkiewicz tendrait à modifier les résultats des investigateurs anglais, Minkiewicz (1908, cité d'après Piéron) déclare avoir trouvé des *Hippolyte varians* rebelles au changement pendant plus de huit jours, ne se modifiant qu'après la mue et se modifiant alors très vite. Mais le fait dont il s'agit pourrait précisément correspondre à celui que nous avons constaté plus haut chez les Phasmides non encore adultes, savoir que la variation périodique est normalement supprimée au voisinage d'une crise ecdysiale ; la suppression serait seulement plus prolongée dans le cas des Crustacés. Si cette idée ne se trouvait pas justifiée, il faudrait simplement reconnaître que, chez les Crustacés, la règle du changement

nocturne comporte quelques exceptions, apparemment peu nombreuses [1].

D'après les renseignements recueillis jusqu'ici, la couleur des Phasmides ne prend pas aussi aisément l'état oscillant. Parmi les nombreuses variétés de couleur entre lesquelles se partagent les représentants d'une espèce, quelques-unes y échappent en bloc : ainsi les variétés vert pur dans les quatre espèces explorées, les variétés décolorées (teinte de graminée morte) de *Donusa*. A l'intérieur des variétés qui l'admettent, un grand nombre d'individus s'y dérobent sous l'influence des facteurs internes ou de facteurs externes encore à définir. Le nombre des cas d'inhibition est toujours assez grand et d'ailleurs très variable avec les espèces, beaucoup plus restreint pour les deux *Carausius* que pour *Bacillus* et à plus forte raison que pour *Donusa*, où on se rappelle que la variation périodique n'a pu être vérifiée que dans le cas d'une variété de couleur et sur un très petit nombre d'individus.

4. *Caractères des cycles de variation.* — Des divergences assez importantes doivent être relevées dans les caractères des cycles.

Les cycles des Crustacés sont comparativement simples et très contrastants. La livrée nocturne y est particulièrement caractéristique : elle correspond à la rétraction de tous les chromoblastes (*Hipp. varians*), ou du moins des chromoblastes foncés (*Idotea tricuspidata*) et à une transparence particulière de l'animal, qui laisse voir la teinte propre du pigment dissous (*Hippolyte*, *Idotea*), ou une teinte plus indécise résultant de la couleur de la chitine et de celle des organes ; elle est unique pour une même espèce, quelle que soit la diversité des cycles eux-mêmes, donc la diversité des livrées diurnes ; toujours claire, ni homochrome, ni, pour parler le langage de Piéron, homophane. La livrée diurne, qui seule différencie les cycles de l'espèce, correspond à divers états d'expansion des chromoblastes.

Dans les Phasmides, la livrée nocturne est conditionnée par les pigments cutanés, multiple pour les espèces à plusieurs cycles

[1] N'ayant pu vérifier la rétraction nocturne des chromoblastes pour deux Décapodes, *Crangon vulgaris* Fabr. et *Hippolyte Cranckii* Leach, zoologiquement voisins de *H. varians*, Piéron conclut très justement que le phénomène n'est pas absolument général dans le groupe (*op. cit.*, p. 41). Cependant la limitation parmi les espèces d'un groupe n'implique pas de soi la limitation parmi les représentants d'une espèce.

et le plus souvent sombre (tous les cycles des *Carausius* et de *Bacillus*), mais elle peut aussi être claire (le seul cycle connu de *Donusa*). La livrée diurne ne différencie que partiellement les divers cycles de l'espèce ; elle correspond à des déplacements pigmentaires inverses de ceux qui déterminent la livrée nocturne, mais qui ne sont pas toujours caractérisés comme mouvements centrifuges ou d'expansion (ceux des corpuscules bruns, qui, chez *Carausius*, se font de la surface à la profondeur seraient plutôt des mouvements de retrait).

5. *Etablissement de la livrée nocturne.* — Le changement vespéral d'*Hippolyte* commence « as darkness sets in » (Gamble et Keeble, 1900, p. 644), en général à 10 heures du soir ou, en captivité, à 11 heures, en août et septembre. Celui d'*Idotea* débute à la même époque vers 9 heures (Piéron, 1914, p. 51).

Le changement correspondant des Phasmides est beaucoup plus hâtif. On se rappelle que des *Carausius* ont été trouvés régulièrement en pleine phase nocturne entre 6 h. et demie et 7 heures du soir [1], au commencement d'août, quand le soleil était encore au-dessus de l'horizon. Sans doute il faut se garder de généraliser. Tout indique chez les Phasmides, ici comme sur les autres points du physiologisme chromatique, une assez grande diversité se rattachant aux espèces, aux individus ou aux conditions extérieures, notamment aux conditions saisonnières. C'est ainsi que dans la seconde moitié d'octobre nous avons vu deux *Bacillus* à rythme très régulier ne prendre leur livrée nocturne que vers 6 heures, à la nuit close ; même remarque à faire pour un *Car. furcillatus* et un *Car. morosus* observés au milieu de novembre. Mais il demeure vrai qu'en règle générale la livrée nocturne s'établit beaucoup plus tôt chez les Phasmides que chez les Crustacés.

6. *Influence du fond.* — D'après les constatations de Keeble et Gamble sur *Hippolyte* et celles de Piéron sur *Idotea*, l'influence de la lumière directement reçue par l'animal n'est pas la même que celle de la lumière diffusée par le fond ou le substratum. Il peut résulter de là une inhibition ou une inversion de la livrée que la lumière du jour ou l'obscurité de la nuit tendent à déter-

[1] Il s'agit de l'heure vraie, temps d'Amsterdam, non de l'heure municipale d'été.

miner : une Idotée prend sa livrée nocturne (claire), en plein jour quand elle est sur un fond clair, et elle ne prend sa livrée diurne (sombre) en plein jour que si elle se trouve sur fond sombre.

S'il s'agit des Phasmides, le fond a assurément une influence sur la variation continue, mais, pas plus que Schleip, nous n'avons pu constater qu'il en ait une sur la variation alternative.

VI

Adaptation chromatique.

Mac Bride et Jackson paraissent avoir adopté comme idée directrice, dans leur étude de *Car. morosus*, l'hérédité de la couleur. Etonnés de trouver du premier coup que la couleur de la mère n'influe pas sur la proportion des individus bruns, ils se sont appliqués à éprouver ce résultat — déjà connu pour d'autres Phasmides [1] — par des élevages conduits avec toute la rigueur possible, sans obtenir d'ailleurs pour les diverses variétés de couleur des chiffres compatibles avec des rapports mendéliens ; ils n'en persistent pas moins à se croire en présence d'une ségrégation de caractères, mais d'une ségrégation d'un type nouveau (*op. cit.*, p. 115). Ils n'ont pas négligé toutefois de chercher à définir la part d'influence qui peut revenir au milieu ; les résultats auxquels ils sont parvenus dans cette direction, et dont le principal est que l'élevage en lumière réduite ne favoriserait pas l'apparition de teintes sombres, ont été discutés plus haut.

Nous nous garderons de prétendre que, chez les Phasmides, l'hérédité n'intervient pas dans le déterminisme définitif de la couleur ; mais peut-être y a-t-il lieu de supposer qu'à ce point de vue la condition de toutes les espèces n'est pas la même. Tandis que, dans un très intéressant travail, Fryer (1913) croit avoir constaté le caractère mendélisant des couleurs verte et jaune, dans un *Clitumnus* de Ceylan, il nous paraît impossible

[1] De Sinéty rapporte une expérience dans laquelle les deux seules femelles qui aient survécu jusqu'à la dernière mue, dans la descendance d'un couple de *Leptynia attenuata* de couleur brune, se sont trouvées vertes (*op. cit.*, p. 25). Daiber (1904, p. 180) affirme que la couleur de la mère n'est pour rien dans le virage au brun qui survient, parfois de très bonne heure dans un élevage de *Bacillus Rossii*.

d'indiquer, chez les adultes des espèces étudiées ici, une *forme de couleur* où l'allure héréditaire demeure reconnaissable.

Par contre, l'idée d'adaptation chromatique se dégage assez naturellement de plusieurs des faits déjà exposés ; il convient cependant de l'envisager plus directement.

a) *Indications préalables empruntées aux Acridides.*

Rappelons que les Phasmides constituent, avec les Mantides, les Acridides et les Locustides un ensemble de familles que l'on peut appeler le groupe des Orthoptères versicolores, dans lequel les phénomènes de chromatisme ont une même physionomie. Le fait ne paraît pas douteux. Il entraîne cette conséquence, qu'une constatation dûment faite pour une famille, relativement à la signification générale de ces phénomènes, est très probablement valable pour les autres. Or, il serait fort difficile, croyons-nous, de ne pas considérer l'adaptation chromatique comme constatée, chez les Acridides, pour parler de préférence d'une famille où les cas démonstratifs sont d'observation courante.

Le sujet est trop vaste pour que nous songions à le traiter ici, même sommairement. On nous permettra pourtant de citer quelques faits, uniquement en vue d'établir des repères pour la considération des Phasmides.

On sait que les *Œdipoda* vivent d'ordinaire dans des endroits incultes à végétation maigre et couvrant mal le sol, où ils prennent une livrée grise, n'excluant pas quelques dessins de taches peu marqués. Telles sont à peu près les conditions d'*Œdipoda cœrulescens* L. dans les bruyères du Peel, aux environs de Gemert. Or, qu'un incendie local vienne à créer aux dépens de la lande une plage noire et dénudée, on ne manque pas d'y trouver encore quelques *Œdipoda*, au voisinage de la bruyère fraîche, mais ils s'y montrent d'un noir de charbon [1].

De ce fait nous en rapprocherons un autre, observé en Espa-

[1] Au rapport de Jörschke (1914), Thomas aurait vu des Locustides ordinairement verts ayant pris sur la bruyère brûlée la couleur de ce fond accidentel : « Auch Thomas (1892) beobachtete dass Locustiden, die für gewöhnlich grün, auf verbrannter Heide den Ton dieser annahmen.. » (*op. cit.*, p. 271). En Europe les bruyères ne sont pas spécialement recherchées par les Locustides ; s'agirait-il dans le texte de Thomas de « Locusts », terme qui désigne pour les auteurs de langue anglaise ce que nous appelons Criquets ou Acridides ? En tout cas, le fait lui-même ne peut être que très analogue à celui que nous venons de rapporter.

gne sur les hauteurs de l'Escorial, où vivaient parmi des plantes basses de très nombreux représentants des tribus des Tryxaliens et des Œdipodiens, de couleur verte ou brune. La lande était interrompue de loin en loin par des ronds noirs marquant l'emplacement de meules de charbon de bois, que la végétation n'avait pas eu le temps d'envahir. Ces places paraissaient désertes, mais il suffisait d'y marcher ou d'y promener le filet pour mettre en fuite de nombreux criquets, qui s'y trouvaient dissimulés, grâce à une coloration noire parfaitement harmonisée avec le fond.

Oenerodes Brunneri Bol. est un Pamphagien d'habitudes très sédentaires (organes du vol rudimentaires), presque localisé dans l'Espagne centrale où nous avons pu l'observer durant plusieurs années. Il vit ordinairement sur des collines à végétation pauvre, dont les pentes sont en continuité avec des champs cultivés, et il n'est pas rare que quelques individus se dispersent dans ces champs. Il serait embarrassant de dire quelle est la couleur héréditaire de l'insecte ; on lui trouve presque toujours une livrée harmonisée avec celle du milieu. Or, il y a souvent un contraste frappant entre le « milieu colline » et le « milieu champ », le premier pouvant être formé d'un sol gris ou ocreux, sur lequel ressortent, avec des plaques de lichens et quelques maigres phanérogames, des pierres et des amas rocheux, eux-mêmes bariolés de végétations cryptogamiques, tandis que le second, de nature argilo-ferrugineuse, aura une teinte ocreuse presque uniforme. Dans ces conditions les *Oenerodes* de la colline se montrent comme chargés de lichens blancs et ceux des champs ont une teinte terreuse concolore.

Bornons-nous à ces exemples.

Pour expliquer que des *Œdipoda* ou d'autres criquets d'apparence charbonneuse se trouvent sur des îlots de terrain brûlé, et des *Oenerodes* ocreux au bord des champs de cette couleur, on est bien forcé de choisir entre ces deux alternatives : la couleur exceptionnelle des insectes a précédé leur installation sur les fonds exceptionnels, où elle l'a suivie. La première supposition est inadmissible ; elle exigerait l'existence, dans les landes non brûlées, de criquets noirs, et sur les collines à aspect bariolé celle d'*Oenerodes* terreux ; il n'y en a pas ou il n'y en a qu'à titre

d'exceptions reconnaissables comme telles. La seconde supposition revient à reconnaître l'adaptation.

Vosseler (1903) fait valoir un grand nombre de faits analogues à ceux-là et les considère comme incompréhensibles en dehors de l'adaptation chromatique.

b) *Indications directes fournies par les conditions de vie dan la nature.*

Les données que nous avons pu recueillir personnellement, sur les conditions de vie des Phasmides dans la nature, ne concernent que les espèces européennes des genres *Leptynia* et *Bacillus*, mais tout porte à croire qu'elles ont une assez grande généralité. Elles sont favorables à l'idée d'une adaptation homochrome prononcée.

Aux environs d'Uclès (Espagne centrale), le *Leptynia hispanica* Bol. [1] est assez abondamment représenté, dans certaines stations plus favorables, par des individus vert riche et des individus jaune paille, quelques autres, moins nombreux, offrant diverses nuances de brun. Sauf de rares exceptions, les verts se trouvent sur des plantes bien vertes, par exemple sur des touffes prospères de *Dorycnium suffruticosum* ou d'autres légumineuses buissonnantes, les jaunes sur des plantes desséchées sur pied, notamment sur les graminées, les bruns sur des buissons peu feuillus ou ayant des parties mortes.

Le *Bacillus Rossii* n'est pas rare, aux environs de Barcelone, sur des pentes où croît en abondance le *Daphne Gnidium*, une de ses plantes nourricières préférées. Comme pour l'espèce précédente, on constate que les individus verts vivent, règle générale, sur les touffes bien garnies de feuilles et fraîches, les non verts se rencontrant de préférence sur des pieds maigres partiellement desséchés.

Le comportement des *Bacillus* est donc le même, au fond, que celui des *Leptynia*.

Or, pour ceux-ci, nous ne pensons pas que, sur place, un observateur puisse juger des individus jaune paille, localisés mais abondants sur les herbes sèches, autrement que des cri-

[1] De Sinéty (1901) a déjà fait valoir le comportement de cette espèce en faveur de l'adaptation.

quets noirs, localisés sur des îlots brûlés, ou des criquets terreux localisés dans les champs incultes : les uns comme les autres sont des individus chromatiquement adaptés.

c) *Indications empruntées aux expériences d'élevage.*

1. *Tendance à l'homochromie dans un élevage de Carausius prospère, au plein jour et sur feuillage vert.* — Il n'est pas exagéré de dire que la théorie de l'adaptation chromatique appliquée à ces Phasmides a dépassé la phase de l'interprétation des faits spontanés et peut servir pratiquement à guider l'obtention de faits intentionnels. S'agit-il de provoquer le développement d'individus verts de préférence à d'autres, il suffit, la cage étant supposée spacieuse et bien éclairée, de l'approvisionner abondamment de feuilles vertes bien acceptées. Il pourra apparaître une certaine proportion d'individus non verts, mais les verts prédomineront. Cette prédominance, principalement dans les élevages populeux, où il y a moins de danger de prendre des exceptions pour la règle, demeurerait, croyons-nous, inexpliquée, si on n'y voyait la manifestation d'une tendance à l'homochromie.

Nous supposons un élevage prospère. Il est à remarquer en effet que des insectes médiocrement nourris, ou tenus dans des récipients trop petits, ou élevés à une époque défavorable amenant par elle-même un ralentissement du métabolisme, deviennent ou demeurent plus difficilement verts. Nous admettrions volontiers avec Steche (1911) que la généralisation de la couleur verte, dans une population de *Carausius*, est un indice de son état de prospérité.

Contre cette idée, que la couleur verte, lorsqu'elle tend à se généraliser dans un élevage sur rameaux verts, aurait la signification d'une couleur adaptative, on peut soulever plusieurs difficultés.

1° Avant tout celle-ci, que le feuillage vert ne semble avoir ni influence chimique, en tant qu'aliment riche en chlorophylle, cette substance n'étant pas indispensable au développement de la couleur verte (une des expériences de Mac Bride et Jackson), ni influence physico-sensorielle en tant que fond diffusant de la lumière verte, le pigment vert pouvant se développer en l'ab-

sence de toute lumière (autre expérience de Mac Bride et Jackson).

Les faits allégués sont réels, mais ils prouvent uniquement que la couleur verte peut être déterminée autrement que par adaptation homochrome, ce que nous sommes loin de contester. Le déterminisme de la livrée demeure complexe, même dans le cas où nous nous sommes placés ; cependant la prédominance de la couleur harmonisée ne serait pas expliquée si, dans l'ensemble des causes qui interviennent, on ne faisait une place à l'adaptation.

2° D'après les expériences de Dobkiewicz (1912) on serait porté à croire que le feuillage vert, considéré comme fond diffusant des radiations vertes, est plutôt défavorable au développement des pigments verts. En vue d'éprouver isolément les diverses radiations, Dobkiéwicz, en effet, ayant élevé des *Car. morosus* dans des conditions telles qu'ils ne recevaient, soit directement soit par diffusion, que de la lumière d'une espèce, trouva qu'au jaune et au vert tous les sujets étaient demeurés incolores, leurs pigments ne s'étant pas développés ; au bleu ou au blanc, ils étaient brun sépia avec légère tendance au gris ; au rouge et au noir, tous sans exception étaient noirs [1] (*op. cit.*, p. 263).

Mais on doit remarquer que les conditions expérimentales de Dobkiewicz excluent des circonstances que nous avons expressément supposées et qui peuvent influer, au moins indirectement, sur les résultats définitifs. Notons en particulier l'absence de lumière naturelle directement reçue. Nous verrons plus loin que ce facteur n'est pas indifférent pour la prospérité générale, et par suite aussi pour l'entrée en jeu des facteurs internes qui peuvent intervenir dans le développement du pigment vert.

2. *Tendance à l'harmonisation dans un élevage de Carausius au plein jour et sur feuillage pourpre.* — En vue d'obtenir quelques renseignements touchant l'influence du substratum-aliment, les deux *Carausius* ont été élevés par lots égaux et contemporains sur feuillage vert (framboisier, lierre) et sur feuillage pourpre (prunier pourpre), l'éclairement et les autres conditions reconnues influentes demeurant les mêmes. Les données et les résultats des expériences sont présentés dans le tableau suivant :

[1] Le fait que la lumière rouge favorise, non moins que l'obscurité, l'apparition d'individus noirs avait déja été signalé (de Sinéty, 1901, p. 24).

		Dates des éclosions.	Larves mises en expériences.	Imagos venus à bien.
C. morosus	Feuillage vert	28.IV-1.V	30	24
	Feuillage pourpre	28.IV-1.V	30	17
C. furcillatus	Feuillage vert	28.V-1.VI	31	26
	Feuillage pourpre	27.V-2.VI	31	19

		Dates de la dernière mue.	Partage des couleurs définitives
C. morosus	Feuillage vert	3-20.VII	22 verts, 2 bruns.
	Feuillage pourpre	10.VII-23.VII	0 vert, 15 bruns divers, 2 olivâtres mouchetés.
C. furcillatus	Feuillage vert	12.VIII-fin VIII	21 verts, 4 verts tachetés, 1 cendré.
	Feuillage pourpre	13.VIII-fin VIII [1]	2 verts, 17 bruns divers inclus quelques verdâtres mouchetés.

[1] Un individu retardataire.

L'influence du feuillage prise *in globo*, comme fond diffusant et comme aliment, est extrêmement nette : sur feuilles pourpres il y a prédominance marquée des individus bruns aux dépens des verts. Les livrées brunes sont variées. L'impression devant l'ensemble est autre que devant un élevage à l'obscurité ménagée, même quand celui-ci n'est pas poussé au noir ; plusieurs individus imitent trop bien dans leur couleur celle des feuilles ou des rameaux pour qu'on puisse écarter l'idée d'une relation entre les deux, notamment aux derniers stades larvaires, dans le cas de *furcillatus*. Parler d'homochromie serait peut-être beaucoup, et parler simplement d'homophanie, peu. Pour qu'il y eût homochromie, Piéron voudrait, si nous avons bien saisi son idée, que la couleur de l'animal reproduisit exactement celle du support, condition difficile à satisfaire lorsqu'une telle imitation ne peut résulter du simple jeu des pigments propres à l'espèce,

mais en exigerait de nouveaux. On conçoit toutefois qu'en deça des cas où l'harmonisation est parfaite il y ait place pour d'autres où elle est plus ou moins approchée, et c'est dans cette catégorie que se placerait celui dont nous nous occupons.

Resterait à décider si la tendance à l'harmonisation est une réponse à la lumière diffusée par le fond ou substratum, ou si elle tient aux pigments introduits dans l'organisme avec l'aliment (« homochromie nutriciale » de Cuénot, 1903).

A vrai dire, les deux influences pourraient être simultanément effectives, l'une n'excluant pas nécessairement l'autre. Il semble néanmoins, pour les raisons suivantes, que l'influence alimentaire soit assez faible.

1° Quelque sens qu'on lui donne, une action alimentaire doit s'exercer au moins principalement par des processus physiques ou chimiques, et présenter par suite dans ses effets un caractère d'inéluctabilité qui ne se remarque pas dans les expériences : tous les individus ne réagissent pas, quelques-uns, en petit nombre il est vrai, demeurant verts ; et parmi ceux qui réagissent, il règne une diversité bien plus conciliable avec l'idée d'un fonctionnement nerveux essentiellement flexible qu'avec celle de phénomènes physico-chimiques toujours raides.

2° Si l'on cherche à préciser, l'action des pigments alimentaires pourrait se concevoir : ou comme une diffusion physique suivie d'une localisation ultérieure dans l'épithélium cutané, ou comme une filtration chimique comportant peut-être un dédoublement en substances incolores et diffusibles, susceptibles de reconstituer un pigment grâce à une réaction synthétique qui aurait son siège dans le même épithélium. La première idée cadre mal avec le fait que, malgré l'abondance des pigments ingérés et la coloration rouge du liquide intestinal, dans l'intestin antérieur [1], ni l'hémolymphe, ni aucun organe ou tissu d'un *Carausius* nourri de feuilles pourpres ne montre de coloration anormale. La seconde suppose beaucoup de complication. Le dédoublement et la reconstitution dont il s'agit devraient en tout cas appartenir à une catégorie de réactions ménagées, n'atteignant

[1] Le liquide régurgité par l'animal, dans son geste habituel de défense, est d'un rose intense.

[2] Des expériences postérieures à la rédaction du texte nous obligent à faire des réserves sur ce point.

pas profondément la structure du principal noyau moléculaire. Or, nous avons cru constater que les chromoleucites rouges disparaissent du contenu intestinal au niveau d'insertion des cœcums prémalpighiens, dans une région où l'abondance même de la sécrétion jaune déversée par ces organes semble indiquer des transformations profondes et simplement destructives des structures chimiques.

Deux élevages comparatifs de *Bacillus Rossii*, comprenant chacun plus de 100 individus conduits jusqu'à l'état adulte, ont donné exclusivement des verts sur feuillage vert et presque exclusivement des verts aussi (un roux) sur feuillage pourpre : nous trouvons l'espèce peu sensible à l'influence du substratum-aliment, comme nous l'avons trouvée peu sensible à l'obscurité.

Des élevages correspondants de *Dorusa prolixa* indiqueraient par contre une proportion importante de non verts, surtout de ferrugineux sombres, sur feuillage pourpre. Il faut noter aussi, chez les femelles adultes maintenues à ce régime, une circonstance favorable à l'idée d'une élimination des pigments alimentaires par des cellules épithéliales : la coquille des œufs prend une coloration un peu spéciale, bien reconnaissable par comparaison, paraissant impliquer une élimination de pigments rougeâtres par l'épithélium choriogène ; que des processus analogues se passent dans l'épithélium cutané, avec en plus l'immobilisation des produits, et une homochromie alimentaire se trouvera réalisée. Nous avons déjà dit que des doutes survenus au sujet de la pureté génétique de notre matériel nous obligent à ne nous exprimer qu'avec réserve sur cette intéressante espèce.

3. *Homochromie en réponse à la couleur du fond chez les Carausius.* — On rencontre des cas où il y a homochromie par rapport au substratum sans que celui-ci ait fourni l'aliment. La dissociation que nous cherchions à obtenir par la discussion des résultats d'expérience se présente ainsi toute faite, et la conclusion que l'influence des pigments alimentaires semble avoir en général un rôle subordonné en est indirectement confirmée.

Une population de *Car. furcillatus* comprenant des individus de tous les âges, parmi lesquels beaucoup de fauves, mais aucun de teinte sombre proprement dite, occupait une cage médiocrement éclairée. Un paquet de feuilles de lierre ayant été abandonné au fond de la cage, afin de permettre aux jeunes larves

qui s'y trouvaient installées de se retirer d'elles-mêmes, les pétioles, qui avaient macéré dans l'eau, prirent en se desséchant une teinte franchement noire, et, assez longtemps après, un *Carausius* très noir fut trouvé étendu horizontalement, en attitude de repos cataleptique, le long d'un de ces pétioles. Le cas est immédiatement comparable à celui des criquets noirs localisés sur les ronds de charbonnier : il y a homochromie manifeste et elle ne saurait être attribuée à l'alimentation.

Nous trouverons un peu plus loin, dans un individu noir prenant son repos sur des brindilles noires et ses repas sur une feuille verte, une répétition du même cas. Zacharias (1913) rapporte une observation où l'influence de l'entourage apparaît aussi avec netteté. Il s'agit de deux lots de *Car. morosus* élevés comparativement, l'un dans une cage à chenilles garnie de gaze verte, l'autre dans un récipient d'aquarium dont deux parois latérales étaient en verre blanc et les deux autres en ardoise. L'approvisionnement a consisté pour les deux en feuilles de lierre. En octobre-novembre, presque tous les individus de l'aquarium étaient devenus gris-bruns, tandis que tous ceux de la cage étaient verts.

d) *Désharmonie éventuelle avec le support ou l'entourage.*

Il n'est pas rare que des individus manifestement homochromes à un fond qu'on pourrait assigner se rencontrent sur un autre.

Au rapport de Stockard (1908), la femelle d'*Aplopus Mayeri* varie du brun sombre au gris clair, comme les petites tiges de *Suriana maritima*, sa plante nourricière, auxquelles elle est remarquablement adaptée par sa couleur aussi bien que par sa forme ; mais elle ne tire pas toujours avantage de cette adaptation, un individu sombre prenant assez fréquemment son repos sur une tige claire et *vice versa*.

On trouve de même, bien qu'à titre d'exceptions, des exemplaires verts de *Leptynia* ou de *Bacillus* sur des plantes sèches, et des bruns ou des roux sur des plantes vertes. On ne saurait imaginer une désharmonie plus criante. Seule, cependant, cette circonstance ne permettrait pas de conclure au manque d'adaptation.

Il y a lieu de rappeler ici une anecdote suggestive à laquelle se trouve mêlé le souvenir de Giard, si bien à sa place dans une question d'adaptation. Elle est relative aux *Lamellaria*, ces

curieux Prosobranches vivant sur les Synascidies, auxquelles ils s'adaptent remarquablement ; nous l'empruntons à Piéron. « Giard se déclarait convaincu, dit cet auteur (1914, p. 33), que, lorsqu'on trouvait une variété de *Lamellaria* avec une ornementation régulière sans harmonie avec le fond actuellement occupé par le mollusque, il devait y avoir une Synascidie correspondant à cette ornementation ; et de fait, la drague lui apporta un *Astellium* (*A. perspicuum*) dont il soupçonnait l'existence pour avoir trouvé une variété de *Lamellaria* ne correspondant à aucune Synascidie connue de lui ».

Devant cette prévision de l'existence d'une espèce d'après la seule nécessité d'expliquer une désharmonie chromatique, on ne se défend pas de penser à de célèbres découvertes dans d'autres domaines, qui ont eu pour point de départ une perturbation de mouvements célestes ou une anomalie de densité ; on entrevoit, surtout, que la forte présomption créée en faveur d'une règle par la majorité des faits doit incliner à voir dans les exceptions des cas particuliers à interpréter plutôt que des motifs de rejeter la règle.

Dans l'espèce, les désharmonies chromatiques s'expliquent aisément, si l'on remarque que l'harmonie est le résultat de changements pigmentaires quantitatifs, essentiellement lents mais persistants. La livrée d'adaptation ne peut, par suite, que se maintenir, du moins pendant un temps assez long, en donnant lieu à une désharmonie, soit lorsque l'animal abandonne son substratum, soit lorsque le substratum lui-même vient à se modifier, comme il arrive fatalement pour des graminées brûlées par le soleil. On pourra donc souvent, sinon toujours, considérer les individus non harmonisés comme des insectes adaptés, mais par rapport à des conditions extérieures actuellement disparues.

e) *Choix d'un nouveau substratum ou d'un nouveau milieu.*

L'animal qui a abandonné de gré ou de force un support ou un milieu auxquels il était adapté chromatiquement montre-t-il de la tendance à en choisir un autre d'après sa couleur ?

Les investigateurs des Crustacés ont soumis la question à l'expérience et sont arrivés à des solutions différentes suivant les

espèces : Keeble et Gamble admettent la réalité du choix pour *Hippolyte varians* (1900, p. 600), Piéron la rejette pour *Idotea tricuspidata* (1914, p. 47).

Dans le cas des Insectes, un certain nombre de renseignements qu'on trouve dans la littérature seraient favorables à une réponse affirmative. A propos des *Mantis religiosa* verts et bruns, Krauss (cité d'après Jörschke) pense que la pupart des individus choisissent un support coloré comme eux. Jörschke (*op. cit.*, p. 272) fait remarquer que l'adaptation acquise serait sans utilité ou même deviendrait nuisible si elle n'était conservée grâce à la recherche d'un milieu pareil à celui qui a été abandonné. Et comme preuve de la réalité d'une telle recherche, l'auteur rapporte de très intéressantes observations de Vosseler faites, dans le Nord de l'Afrique, comparativement sur des Orthoptères vivant sur le sable nu et sur d'autres, localisés dans de petits îlots très restreints, où la végétation avait créé un fond coloré : les premiers ne revenaient pas à leur place quand ils en étaient chassés, trouvant là où ils s'abattaient un milieu tout pareil à celui qu'ils venaient de quitter, tandis que les seconds y revenaient immanquablement et très vite.

S'il s'agit des Phasmides en particulier, Meissner (1909) reconnaît aux *Car. morosus* une certaine tendance à prendre leur repos sur un support sympathiquement coloré, bien que pour lui la couleur verte ou brune n'ait pas, dans cette espèce, la valeur d'une couleur protectrice. Stockard (1908) est d'avis que chez *Aplopus Mayeri* les mâles, qui sont verdâtres, se protègent en restant de préférence dans le feuillage de leur plante nourricière, et les femelles, qui sont brunes, en se mettant sur les tiges.

Pour nous, nous ne saurions faire abstraction ni des faits de désharmonie chromatique, relativement fréquents, dans la nature comme en captivité, et assurément peu favorables à l'idée d'une influence effective de la couleur dans une nouvelle installation, ni de la fidélité au support homochrome, qui semble présupposer une influence de ce genre. La tendance à retourner au support temporairement quitté s'observe de fait souvent, et quelquefois durant une longue période de temps, mais il resterait à déterminer pour quelle part l'homochromie comme telle y intervient.

Au sujet des faits empruntés à la littérature, il convient de noter qu'ils n'ont pas tous la même signification. La présence de

Mantis bruns sur des plantes sèches et de *Mantis* verts sur des vertes peut bien indiquer qu'il y a eu adaptation postérieurement à l'installation des insectes sur leurs supports, mais non que celle-ci a été précédée par l'homochromie. Les faits de retour constatés par Vosseler paraissent relever principalement du souvenir ; l'absence de retour, dans le cas des espèces sabulicoles, qui trouvent, partout où elles atterrissent, un milieu semblable à celui qu'elles viennent de quitter, serait, de toutes ces observations, celle où le rôle de la couleur, que nous ne prétendons pas d'ailleurs contester, serait le plus probable.

f) *Facteur interne distinct de l'hérédité.*

Nous venons de mentionner la fidélité au support. Il y a lieu de s'arrêter un peu sur cette circonstance, qui est loin, semble-t-il, d'être indifférente, et d'en tirer, pour l'intelligence générale du phénomène, les indications qu'elle peut fournir.

Peut-être le meilleur moyen de prendre une idée de cette fidélité est-il de la voir à l'œuvre dans un exemple concret. Celui que nous proposerons est relatif à un insecte qui a passé presque toute son existence larvaire et plusieurs mois de sa vie imaginale en dehors de toute cage, sur un support de son choix ou sur ce support peu à peu modifié expérimentalement.

Une branche de bruyère, maintenue fraîche par immersion dans l'eau de son bout proximal, fut rencontrée par une jeune larve de *Carausius furcillatus*, qui errait dans la chambre, et qui s'y installa à demeure, se mettant d'elle-même en expérience. Peu à peu, mais très lentement, le rameau se mit à dépérir, les plus jeunes feuilles demeurant seules vertes, tandis que les anciennes étaient brunes et les brindilles noires, l'ensemble formant un fond bariolé. L'insecte lui-même devint d'abord tacheté et prit ensuite une teinte uniforme de plus en plus sombre, imitant celle des brindilles sur lesquelles il faisait ses longues stations de repos. Lorsque son existence parut menacée par le manque d'aliment, on ajouta dans le flacon, à côté de la branche de bruyère, une feuille de lierre choisie à pétiole très long, celui-ci étant maintenu horizontal, de telle sorte que pour atteindre le limbe l'insecte eût à faire un trajet assez long et difficile.

C'est la phase de l'expérience à laquelle correspond la planche annexée à ce travail. La larve a atteint la moitié de son développement. Près de 22 ou 23 heures sur 24 elle se tient sur les brindilles dans une de ses attitudes cataleptiques de protection (sur la figure elle est vue de profil à gauche du rameau ; les repères *t* (tête) et *s* (strume du VIe urotergite) permettent de l'identifier, malgré l'échelle un peu réduite du dessin). Tous les jours à une heure assez fixe, de 7 à 8 heures du soir (du moins durant une période très prolongée), elle va faire son repas sur le limbe de la feuille et revient, malgré l'exercice d'acrobate que la direction du pétiole lui impose, à son support de prédilection. Le voyage d'aller est préparé quelque temps à l'avance par l'abandon de l'attitude cataleptique, l'insecte se tient dressé sur ses pattes et comme hésitant. Au retour, cette particularité, que le but semble être tout d'abord dépassé : suivant une manière de faire très ordinaire aux Phasmides, le *Carausius* monte tout au haut du buisson (géotropisme négatif de quelques observateurs) et, après avoir exploré l'horizon de ses pattes antérieures employées comme une deuxième paire d'antennes, il s'arrête quelquefois assez longtemps à cette place, mais il en redescend finalement pour aller s'établir dans l'attitude franche du repos sur les tiges noires.

Après la dernière mue (commencement d'août), le support ayant été complété par l'adjonction de brindilles noires de *Symphoricarpus racemosus*, toutes choses continuèrent comme auparavant. Cette constatation faite, le buisson fut couché en direction horizontale et la feuille de lierre dressée verticalement : le repos n'en continua pas moins à être pris sur les brindilles, les attitudes étant seulement un peu plus variées.

Plus tard, les brindilles étant laissées horizontales, la feuille de lierre fut remplacée par un rameau droit de framboisier ne portant qu'un bouquet terminal de feuilles tendres — les *Carausius* préfèrent les feuilles un peu anciennes — et on mit dans un flacon à part une feuille de lierre dont la distance au sommet du framboisier était celle de l'insecte étendu : les repas continuèrent d'être faits sur le lierre, malgré la complication croissante du trajet, et suivis du retour au faisceau de ramilles.

L'expérience s'est prolongée jusqu'au début d'octobre. Pendant sa durée l'insecte a fait seulement trois fugues, à la suite de manipulations qu'on lui avait fait subir.

Il s'en dégage ce renseignement que, dans un cas incontestable d'adaptation, le phénomène chromatique a été précédé et accompagné, de la part de l'insecte, d'une affection prononcée pour son support. C'est dans cette affection et dans l'ensemble des conditions internes qu'elle comporte, que nous placerions un facteur interne d'adaptation distinct de l'hérédité, le facteur en quelque sorte personnel tendant à expliquer que le phénomène ne se produit pas à moins que le sujet ne s'y prête.

Nous ignorons, il est vrai, ce qui reste dans le concept d'affection quand, pour l'appliquer à un insecte, nous le supposons dégagé de tout ce que nous sommes portés à y mettre de trop anthropomorphique. Il doit y rester pourtant un élément d'ordre réactionnel qui ne saurait être purement réflexe : l'hypothèse d'un mécanisme purement réflexe ou de l'animal passif obscurcirait la question plus qu'elle ne l'éclairerait ; il doit y rester aussi un élément perceptionnel, supposant soit des réceptions périphériques actuelles, soit des restes de réceptions passées ou des souvenirs. Comment un complexe d'actes de cette nature se rattache-t-il à des changements pigmentaires ordonnés à une harmonisation avec le fond, il est bien entendu que nous ne le soupçonnons pas, même de loin.

Mais, pour obscur qu'il soit, le rôle du facteur interne d'adaptation pourrait n'en être pas moins réel. Lorsque l'harmonisation chromatique se produit, la fidélité au milieu semble indiquer qu'il est en jeu et donc qu'il y a sa part ; quand elle ne se produit pas, malgré la réalisation des autres conditions connues, l'échec devrait lui être imputé. Quand, dans un élevage de *Carausius* sur feuillage vert et à une bonne lumière, quelques individus ne demeurent pas ou ne deviennent pas verts, le fait reconnaît pour sûr des causes internes et on pense assez naturellement à l'hérédité ; pourtant l'hérédité se conçoit comme un déterminant rigide, à effets fixés d'avance et les observations donnent plutôt cette impression que, chez les insectes dont il s'agit, la couleur est presque indéfiniment variable.

g) *L'adaptation chromatique suppose-t-elle toujours des réceptions oculaires?*

On ne peut pas douter que l'adaptation chromatique n'exige

des réceptions lumineuses périphériques, mais est-il aussi certain que celles-ci doivent être différenciées sous la forme d'images visuelles, du moins tant qu'il s'agirait d'une adaptation vague ?

Rappelons ici : 1° que, suivant Keeble et Gamble (1904), les Crustacés aveugles (*Hippolyte*, *Palaemon*, *Macromysis*) demeurent sensibles à l'influence du fond [1] ; 2° que chez *Holothuria* et beaucoup d'autres Echinodermes on peut admettre l'existence d'une sensibilité photique en tant que fonction du tégument (Crozier, 1915) ; 3° que la peau des Phasmides paraît être également sensible par elle-même aux stimulus photiques (Stockard, 1908 ; Schleip, 1911, 1915).

Nos recherches personnelles ne nous permettent d'ajouter aucune donnée décisive. A titre de renseignement isolé, demandant à être confirmé, nous mentionnerons le comportement d'un *Bacillus Rossii* adulte, retiré de la chambre obscure à fente à la fin de mai et gardé ensuite au plein jour sur feuillage vert. Il avait, au sortir de l'enceinte obscure, une couleur ocreuse de nuance jaunâtre. Après six jours d'exposition à la lumière, sa teinte avait pâli et montrait une tendance au verdâtre. Aveuglé alors par badigeonnage des yeux il continua de montrer la variation périodique en même temps qu'il virait graduellement à une couleur vaguement adaptative, d'un vert foncé en dessous, d'un vert pâle avec réminiscence de jaunâtre en dessus, et cette couleur ne fit que s'accentuer jusqu'à la mort (fin janvier). C'est à peu près la répétition des changements mentionnés plus haut chez des individus devenus roux en automne, qui ont repris leur couleur verte au printemps, quand ils ont été abondamment approvisionnés de feuilles vertes, et si le virage a commencé à se produire avant l'aveuglement, il a en tout cas continué après. Mais si l'on note que, dans le déterminisme complexe du phénomène, il faudrait tout d'abord faire la part des pigments alimentaires, il reste peu de chose à mettre au compte des réceptions lumineuses comme telles.

[1] Keeble et Gamble relèvent le curieux parallèle qui existerait entre l'influence adaptative exercée par le fond sur les mouvements des pigments, chez les Crustacés, et celle qu'il aurait sur leur développement chez les chenilles et les chrysalides d'après Poulton (*op. cit.*, p. 361).

Dans un travail récent ayant directement pour objet l'influence de l'entourage sur les chrysalides, Durken (1916) critique les conclusions de Poulton et nie l'adaptation.

VII

Pigments cuticulaires.

La couleur des Phasmides est due à la fois à des pigments épithéliaux et à des pigments cuticulaires. En traitant de la variation périodique nous n'avons tenu compte que des premiers, parce que de beaucoup les plus abondants et les seuls qui paraissent intervenir dans les changements rapides de couleur. Ceux de la seconde catégorie devant aussi être pris en considération, malgré leur importance subordonnée, nous nous en occuperons brièvement à cette place, à cause du rôle non négligeable qui peut leur revenir dans l'établissement des couleurs adaptatives. Nos remarques viseront directement les deux *Carausius*, quelques autres espèces n'étant citées qu'à titre subsidiaire.

Les pigments de la cuticule ont été peu étudiés chez les Phasmides. Schleip (1911) se contente d'en signaler un exemple dans la couleur rouge qui orne la base des fémurs antérieurs de *C. morosus*; il présente d'ailleurs la cuticule comme généralement incolore (*op. cit.*, p. 75). Mac Bride et Jackson tiennent également la cuticule de cette espèce pour pratiquement incolore (*op. cit.*, p. 112).

a) *Caractères généraux.*

A l'inverse des épithéliaux, les pigments cuticulaires ne sont pas constitués par des granules. Ce sont de simples substances d'imprégnation, visibles seulement par l'intermédiaire de la chitine qu'elles colorent.

On doit évidemment les tenir pour des produits d'élaboration des cellules sous-jacentes, produits expulsés du corps cellulaire et localisés dans la membrane externe. Ils y occupent une situation plus superficielle ou plus profonde, suivant que la date de leur formation est contemporaine de celle de la dernière mue faite par l'insecte ou lui est postérieure.

Tout semble indiquer que l'élaboration de ces substances n'est pas indépendante de celle des pigments corpusculaires. A la vérité les deux sortes de pigments ne forment pas deux séries se corres-

pondant terme à terme ; seulement, si l'on examine à frais l'épithélium sous-jacent à une cuticule colorée, on y trouve en abondance celui des pigments granulaires dont la teinte est la moins éloignée de celle de la cuticule, bien qu'il n'y soit pas toujours avec sa teinte normale. Deux hypothèses peuvent dès lors être faites :

1° Le pigment cuticulaire n'a jamais existé à l'état de granules. Alors il faudrait imaginer que le produit de l'activité chromatogène s'individualise partiellement en corpuscules d'une constitution donnée, qui demeurent dans la cellule, et partiellement devient externe en restant diffus, mais non sans subir des oxydations ou des réductions ménagées qui en modifieraient légèrement la nature.

2° Le pigment cuticulaire provient d'une transformation de granules, cette transformation pouvant laisser dans les cellules un résidu dans lequel la forme serait maintenue mais la teinte modifiée. Quelques constatations faites çà et là seraient particulièrement d'accord avec cette idée.

b) *Diverses sortes et distribution.*

On remarque dans les deux *Carausius* quatre couleurs cuticulaires très répandues parmi les Insectes : le rouge, le jaune, le vert et le noir. Elles ressortent nettement, en tant que couleurs distinctes, à l'observation directe ; pour s'assurer qu'elles appartiennent à la cuticule, il suffit de prélever un lambeau de peau et de l'observer dans l'eau salée après râclage de l'épithélium ; si l'on a soin de n'effectuer le râclage que sur une partie du lambeau, on peut observer sur l'autre les pigments épithéliaux correspondants.

Rouge. — Le rouge se présente sous la forme de taches fémorales principalement développées dans les femelles, et de taches thoraciques, attribut exclusif des mâles.

Les premières, situées à la base des fémurs de la première paire, correspondent à la partie de la face antérieure qui, dans l'attitude du repos cataleptique, s'applique contre les joues et par là se trouve dissimulée. Elles existent dans d'autres espèces, nommément dans *Bacillus Rossii* où elles sont même un peu indi-

quées à la base des fémurs des deux dernières paires. Il est tout à fait digne de remarque que, dans des espèces où elles font défaut, on peut les considérer comme remplacées par d'autres taches cuticulaires, également de couleur vive, siégeant à la partie correspondante de la tête : tel est le cas des *Donusa*, où les marques dont il s'agit sont d'un violet très riche. Ces ornements voyants, que l'animal dissimule complètement dans ses attitudes protectrices de repos, rappellent ceux que l'on observe à la face interne des fémurs postérieurs dans beaucoup d'Orthoptères sauteurs (*Œdipoda*, *Pamphagus*, *Eremobia*...). Chez les *Carausius* ils commencent à apparaître au dernier stade larvaire et ne manquent jamais chez l'adulte, à quelque variété de couleur qu'il appartienne.

Les parties colorées en rouge, au thorax du mâle, sont : le mésosternum à peu près tout entier, deux bandes latérales du métasternum parcourant toute la longueur du sclérite, et deux bandes maculiformes du métanotum. La couleur apparaît à la dernière mue (on la voit déjà transparaître sous la vieille cuticule aux approches immédiates de l'exuviation) Ces ornements rouges constituent des caractères sexuels secondaires, indépendants dans une large mesure de la coloration générale.

On ne peut rien dire que d'hypothétique sur l'origine du rouge cuticulaire. Il paraîtrait assez naturel qu'il dérive du pigment rouge groseille.

Jaune. — Le jaune existe comme couleur fémorale commune aux deux sexes et comme ornement thoracique propre au mâle.

Les parties jaunes sont, aux fémurs I et II, celles qui, dans l'attitude du repos cataleptique, sont dissimulées parce qu'appliquées contre leur symétrique (fémurs I) ou contre le corps (fémurs II). Les ornements jaunes du thorax, chez le mâle, comprennent pour chaque côté une bande longitudinale presque latérale, très nette au mésonotum, un peu moins nette au métanotum.

Le jaune cuticulaire pourrait être en rapport d'origine avec le pigment corpusculaire orangé, relativement abondant sous les cuticules jaunes, mais observable aussi, il faut bien le dire, sous les cuticules incolores.

Vert. — Le vert ne se montre à titre de couleur cuticulaire qu'au thorax du mâle adulte, où il forme une bande latérale cou-

rant le long du méso- et du métapleurum, en s'étendant plus ou moins sur les parties adjacentes. Il s'agit d'un vert foncé à nuance bleue.

On peut noter comme un fait ayant une certaine généralité que, dans les mâles, le vert épithélial a de la tendance à disparaître de la livrée générale, à la dernière mue, même quand il a prédominé chez la larve, mais non sans demeurer représenté au thorax par une teinte très saturée et tendant au bleu, qui appartient à la cuticule, où elle s'associe à une texture lisse, plus ou moins brillante, contrastant avec celle de la larve. On a un bel exemple de cet état de choses dans un des plus grands représentants des *Clitumnini*, actuellement élevé au laboratoire, le *Phobœticus Sinetyi* Br.

Ces circonstances posent d'elles-mêmes la question d'origine pour le vert cuticulaire. L'état des cellules sous-jacentes inclinerait à la solutionner dans le sens d'une dérivation du vert épithélial. On y voit un semis dense et relativement homogène (sans condensations circumnucléaires) de corpuscules ayant les dimensions et les allures des corpuscules verts, mais une teinte jaunâtre : ce seraient peut-être des corpuscules verts inaltérés en tant que structures figurées, mais privés d'une substance qui aurait émigré dans la cuticule en s'y complétant comme matière colorée (?). Ces corpuscules jaunes passeraient ainsi aux corpuscules gris, qui, dans les insectes non verts, remplacent les corpuscules verts.

Noir. — Le noir est la plus importante des couleurs de la cuticule. Il s'y présente à des degrés divers de saturation et sous une double forme : à l'état de taches correctement délimitées et peu étendues, bien perceptibles à l'observation extérieure, et comme teinte de *lavis* obscurcissant des régions étendues, uniquement visibles sur des cuticules exuviées ou préparées après râclage de l'épithélium. A un grossissement un peu fort l'une et l'autre forme se résout en pointillé.

Dès qu'il s'agit d'une autre variété de couleur que le vert pur ou le fauve clair uniforme, les taches noires constituent un facteur important de la livrée, dans la larve comme dans l'adulte. L'œil ne les isole pas toutes, mais leur ensemble concourt avec le fond pour déterminer l'impression qui lui est transmise.

Principalement abondantes et serrées sur les pattes et aux

antennes, où elles ont la forme de fines mouchetures éparses, elles peuvent affecter sur le corps une forme et une situation parfaitement caractéristiques et définies.

Les plus remarquables constituent un système de marques presque punctiformes portées par le bord postérieur des segments. Sur la face dorsale ces marques sont au nombre de quatre et symétriques, les deux internes rapprochées et généralement plus grandes, les deux externes presque latérales ; parfois elles commencent à se montrer sur la tête : elles sont en tout cas assez distinctes au pronotum et aux segments suivants, surtout aux segments abdominaux, ne faisant défaut qu'aux trois derniers. Sur la face ventrale il en existe une seule par segment ; elle commence à se montrer au premier segment abdominal — plus exactement à la plaque unique représentant à la fois le métasternum et le premier urosternum — et est visible jusqu'au VIe ou jusqu'au VIIe ; elle est médiane, inégalement développée sur les divers segments ; il peut exister une marque semblable au bord antérieur des plaques sternales. Tout le système est bien développé dans les variétés cendrées ou brun sombre ; il peut exister ou manquer chez les individus verts ou de teinte claire uniforme ; on ne peut que le tenir pour un caractère typique et héréditaire, cédant difficilement aux influences de milieu.

Sont encore à mentionner comme taches bien définies des anneaux peu réguliers, circonscrivant la base de plusieurs tubercules plus importants, au thorax et à l'abdomen [1]. Il faut remarquer d'ailleurs que tous les tubercules ne sont pas encerclés et qu'il existe des mouchetures ou des points noirs sur le fond lui-même.

Quant aux plages simplement fumées, on les rencontre chez les individus brun sombre, dans toutes les parties particulièrement riches en pigment corpusculaire brun. Comme d'ailleurs elles ne diffèrent des taches proprement dites que par leur intensité très affaibie, il serait difficile de ne pas attribuer les unes comme les autres à une substance provenant du pigment brun.

[1] Ces tubercules sont des éminences surmontées d'un poil sensitif relativement court et subitement conique au bout. Plusieurs grandes cellules interviennent dans la formation de l'éminence ; la partie de la cuticule qui leur correspond a une autre structure que le fond général. L'organe est souvent complexe et porte, dans ce cas, plusieurs poils

c) *Conclusions.*

En résumé, il y a à distinguer dans les pigments cuticulaires deux catégories : un groupe de pigments voyants apparentés aux pigments épithéliaux rouge-jaune et vert, un pigment sombre paraissant être en rapport d'origine avec le pigment épithélial brun.

Les pigments voyants interviennent dans la formation de des sins héréditaires apparaissant tardivement et peu influencés par le milieu, dont quelques-uns constituent des caractères sexuels secondaires.

Le pigment sombre se montre déjà dans les larves, où il contribue à la formation de dessins qu'on peut appeler typiques, mais qui ne sont pas insensibles aux influences de milieu ; ces dessins peuvent faire totalement défaut chez certaines femelles des variétés verte ou fauve clair.

VIII

Remarques additionnelles sur le mélanisme des « Carausius ».

Le mélanisme s'étant révélé, chez certains Insectes, notamment chez les Lépidoptères, comme un phénomène biologique d'un intérêt considérable, il sera à propos d'ajouter ici quelques remarques tendant à préciser ses caractères chez les *Carausius* et à esquisser les rapprochements que permettent les renseignements déjà acquis.

a) *Caractères habituels des « Carausius » mélaniques.*

Conformément à ce qui se fait pour les Lépidoptères, nous considérons comme mélaniques les individus qui, à l'œil nu, paraissent noirs ou d'un brun tendant au noir.

La teinte noire s'est surtout présentée dans nos élevage à l'obscurité ménagée, aux stades larvaires avancés, entre la qua-

trième et la dernière mue. Après la dernière mue le ton s'abaisse presque toujours en passant au brun noir, bien qu'il y ait des exemples du contraire.

Il s'agit le plus souvent d'insectes où une couleur très sombre, comprenant du noir et du brun très foncé, tend à se généraliser sur les régions du tégument qui demeurent à découvert dans l'attitude de repos cataleptique. Quelques parties qui se trouvent dans ces conditions prennent toutefois une autre couleur : il existe dans la région antéro-inférieure des péritrèmes stigmatiques une placule en croissant de teinte éburnée, très contrastante avec le fond général ; le thorax des mâles est orné de ses taches cuticulaires spéciales, au moins des taches rouges et vertes ; l'opercule et la dernière plaque ventrale de la femelle sont pâles, brun-rougeâtres ou fauves dans leur partie distale ; les parties du tronc qui se trouvent cachées, dans l'attitude indiquée, sont pâles et de teinte assez différente suivant les individus et suivant le sexe ; les membranes intersegmentaires et interarticulaires sont d'un noir olivâtre ; la tache rouge des fémurs antérieurs n'est pas modifiée, les taches jaunes demeurent aussi.

b) *Apparition du mélanisme.*

On sait que les éleveurs de papillons distinguent, dans les processus qui conduisent au noir ou à une couleur voisine du noir, le *mélanisme* proprement dit et le *nigrisme*, le premier comportant un obscurcissement du fond même de la livrée, le second se ramenant à l'amplification et à la confluence de taches sombres qui préexistaient sur un fond clair.

Les individus que nous venons de définir comme mélaniques, chez les *Carausius*, ne diffèrent pas ou diffèrent peu de celui que Schleip a reproduit dans sa figure 7*b*, et celui-ci, qui est pour l'auteur l'état sombre d'une variété dont sa figure 7*a* montre l'état clair [1], est un insecte brun taché de noir, dont les taches s'étendent à l'obscurité de manière à envahir presque tout (*op. cit.*, p. 70). Schleip interprète donc les *morosus* noirs comme des *nigrinos* à variation périodique ; il y admet d'ailleurs, concur-

[1] Au sujet des figures 7*a*, 6*b* de Schleip, qui montrent des femelles en vue dorsale, nous ferons remarquer en passant qu'il y manque un segment abdominal.

remment avec l'extension des taches, une intensification de la couleur du fond.

Steche (1911) explique également par une extension de dessins obscurs la genèse de la couleur noire, dans la même espèce.

Des observations assez suivies, faites sur des individus élevés dans la chambre obscure à fente, tendraient à faire admettre un nigrisme assez complexe, comportant un fond brun sombre et, des taches nombreuses mais assez petites, de deux sortes : les unes noires, les autres d'un brun plus clair que le fond.

De très bonne heure, quand, après la première mue, les larves commencent à montrer à l'œil nu une tendance générale au marron, l'examen à la loupe permet de séparer trois constituants chromatiques : le brun sombre dans ce que l'on doit considérer comme le fond, le noir cuticulaire ou système de taches décrit dans la section précédente, le brun bure sur les petites saillies (carénules, rugosités élevées...) qui hérissent le fond.

Un peu plus tard, lorsque la couleur résultante s'est intensifiée, on trouve que la teinte bure des reliefs a fait place à un brun rougeâtre particulièrement caractérisé dans la région proximale de l'abdomen, sur les carénules internes des urotergites, et tendant à s'étendre entre elles en donnant lieu à des taches dorsales plus ou moins distinctes et plus ou moins étendues.

Les changements observables à partir de là paraissent correspondre à l'intensification du fond, à une amplification des taches cuticulaires accompagnée de l'apparition de nouvelles mouchetures, et à la réduction des taches brun-rousses.

La variation périodique se superpose fréquemment (peut-être toujours ?) à la variation lente qui vient d'être analysée. Elle est surtout perceptible sur les plages plus claires des urotergites III-V, qui passent d'une teinte diurne tendant au brun bure à une teinte nocturne roux sombre. Ces plages sont éminemment caractéristiques par tout un ensemble de circonstances, mal définies comme contours, successivement plus distinctes et plus grandes du IIIe urotergite au Ve, la forme, sur ce dernier, rappelant grossièrement celle d'un cœur de carte à échancrure postérieure ; elles deviennent indistinctes dans le cas d'un nigrisme très poussé.

c) *Affaiblissement et disparition.*

1. *Chez la larve.* — La coloration mélanique est stable, chez la larve, tant que se maintiennent les conditions qui l'ont amenée, c'est-à-dire, dans le cas où nous nous sommes placés, tant que l'insecte est gardé à l'obscurité ménagée. A la lumière elle s'affaiblit en général, tantôt plus vite, tantôt plus lentement. Le processus, toujours complexe, comprend une disparition continue mais irrégulière de pigments sombres, marchant de pair avec une variation périodique où la livrée diurne devient de plus en plus claire et la livrée nocturne de moins en moins sombre. Les taches claires qui viennent d'être mentionnées aux urotergites III-V apparaissent en général distinctes, même quand elles avaient cessé de l'être, surtout la principale (urotergite V), et prennent part à la variation périodique. La perte de pigment peut être telle que, dès avant la dernière mue, les deux livrées du cycle de variation soient d'un type gris et fort peu contrastantes. Il y a d'ailleurs d'un cas à l'autre de très nombreuses différences. Il se peut même que le mouvement de pigmentation sombre amorcé à l'obscurité continue au jour, au lieu d'y être enrayé et renversé suivant la règle.

Laissant ce dernier cas, sans doute très exceptionnel, nous rapporterons à titre d'exemples quelques-unes des observations faites.

I. — Larve de *C. furcillatus* retirée au stade II de la chambre obscure, où elle avait pris une teinte brun marron, et mise au plein jour le 15 juillet. Dès le lendemain livrée diurne moins sombre, passant au gris brun après la deuxième mue (26 juillet), au gris cendré après la troisième (19 août), cette teinte demeurant à peu près invariable à partir de la quatrième (16 septembre) ; livrée nocturne irrégulière, brun marron au début, cette teinte cessant de se montrer durant toute une période (20-28 août), reparaissant pendant une autre (28 août-6 septembre), mais pour faire place définitivement à un cendré rendu assez obscur par un abondant piquetage de taches cuticulaires noires.

II. — Larve de la même espèce au stade III, même couleur, retirée de la chambre obscure et mise au plein jour à la même date. Livrée diurne d'un brun assez sombre au début, puis successivement brun bure avec taches claires aux urotergites IV et V, brun gris et gris cendré dès avant la quatrième mue ; livrée nocturne très sombre, brun chocolat et régulière au début, devenant plus tard irrégulière, passant par des périodes de brun marron de plus en plus faible et de gris piqueté de noir, pour se fixer, même avant la dernière mue, à un gris cendré à

peine contrastant par rapport à la livrée de jour ; les taches claires des urotergites IV et V prennent part au rythme tant que se montre la teinte marron.

III. — Larve de *C. morosus* au stade V, retirée de la chambre obscure où elle était à peu près noire et installée au plein jour le 2 juillet. Changements peu sensibles les premiers jours, affaiblissement et variation périodique bien caractérisée à partir du 6 ; livrée diurne brun-bure foncé avant la cinquième mue survenue le 10, un peu plus tard (17 juillet) brun gris, cette teinte se maintenant avec de légères modifications avant et après la dernière mue ; livrée nocturne irrégulière, brun très sombre avant la cinquième mue, brun avec taches abdominales de brun roux, finissant par se fixer à un gris brun qui demeure même chez l'adulte.

En somme il y a à remarquer dans ces expériences : *a*) une variation quantitative consistant dans une diminution de pigments sombres, surtout manifeste si l'on rapproche entre eux l'état initial et l'état final de la livrée nocturne (I, II, III) ; *b*) une migration alternative irrégulière, l'irrégularité paraissant impliquer dans l'épithélium tégumentaire des quantités tantôt plus grandes tantôt plus petites de pigments sombres, n'impliquant peut-être qu'une mise en jeu plus ou moins complète ; *c*) une augmentation en nombre et en grandeur de taches cuticulaires, pouvant bien être liée, conformément à ce qui a été dit plus haut, à la disparition des pigments sombres ; cette augmentation est très sensible dans les livrées définitives du type cendré piqueté (I, II) ; *d*) une plus grande stabilité des pigments sombres chez *morosus* (III rapproché de I, II) ; cette dernière particularité, remarquée dans d'autres observations, est d'accord avec une plus grande tendance à la pigmentation obscure que nous avons eu occasion de constater dans la section I.

2. *Chez l'adulte.* — La coloration mélanique paraît à première vue moins stable chez l'adulte que chez la larve. Il est fréquent de remarquer un affaiblissement aussitôt après la dernière mue, même quand l'insecte est maintenu dans les conditions qui avaient provoqué le mélanisme.

En réalité ce premier affaiblissement s'expliquera souvent par le fait que les cellules épithéliales, très ramassées en largeur mais très hautes, aux approches de la mue, s'étalent après en diminuant de hauteur, pour s'adapter aux nouvelles dimensions subitement prises par l'exosquelette, double circonstance qui doit diminuer la densité des corpuscules pigmentaires en un point

donné ; l'effet pourrait même paraître nécessaire, pourtant nous ne l'avons pas remarqué aux mues précédentes.

Quant à une diminution réelle de pigments sombres, on peut admettre qu'elle se produit normalement si l'insecte est soustrait aux conditions qui tendraient de soi à provoquer le mélanisme ; pourtant le phénomène est loin de prendre toujours la même importance. Nous l'avons trouvé variable avec l'espèce : plus prononcé chez *furcillatus* que chez *morosus ;* variable avec le sexe : plus rapide et plus marqué chez l'unique mâle de *morosus* observé que chez les femelles ; variable avec l'âge : moins aisé à provoquer chez l'adulte que chez la larve, chez un adulte plus âgé que chez un adulte plus jeune ; variable avec les individus aussi, pouvant être très dissemblable chez divers individus choisis d'ailleurs aussi comparables que possible.

Nous ne pouvons songer à justifier méthodiquement chacune de ces assertions ; il suffira de citer quelques exemples où les principales se montrent vérifiées.

IV. — Un *C. morosus* mâle très noir (1) est retiré de l'enceinte obscure peu de jours après sa dernière mue et installé à une bonne lumière diffuse à 9 heures du matin. Cinq heures après il était littéralement méconnaissable, brun gris, la teinte se montrant un peu différente, comme chez les mâles ordinaires, au thorax et à l'abdomen ; il n'est jamais redevenu noir (2).

V. — Un *C. furcillatus* brun noir, ayant plusieurs mois de séjour à l'obscurité ménagée, depuis sa dernière mue, fut installée à la lumière normale à la fin d'avril. Dès les premiers jours suivants on observait un affaiblissement sensible et une variation périodique à cycle peu contrastant ; plus tard l'affaiblissement s'accentua et la tache claire du Ve urotergite devint très manifeste ; il finit par s'établir une teinte brune peu changeante qui persista jusqu'à la mort de l'insecte (décembre).

VI. — Deux *furcillatus* et deux *morosus* brun noir, ayant plusieurs mois de séjour à l'obscurité ménagée depuis leur dernière mue, furent installés à la lumière normale après avoir été repérés au moyen de

(1) Ce cas de nigrisme offre assurément un intérêt spécial, étant donné que la couleur des mâles est normalement très différente de celle des femelles et beaucoup moins variable que celle-ci.

Ainsi qu'il arrive fréquemment pour les mâles apparus par exception dans un élevage parthénogénésique, celui-ci n'était pas de caractères sexuels absolument purs ; la métapleure gauche portait des granules saillants comme chez la femelle et n'avait pas la coloration vert bleuâtre propre au mâle qui se voyait à droite.

(2) Cette dernière circonstance paraît difficile à comprendre. Il faut probablement admettre que les corpuscules pigmentaires, amenés par migration à leur position diurne, y ont été saisis par un processus exceptionnellement rapide de transformation ou de destruction.

témoins laissés à la chambre obscure. Dès les premiers jours on observa une variation périodique très marquée, avec livrée diurne beaucoup moins foncée que la livrée habituelle des témoins, et une livrée nocturne remontant sensiblement au point de départ. Un mois plus tard cet état de choses se maintenait pour les deux *morosus ;* le seul *furcillatus* survivant avait, de jour, une teinte brun bure sensiblement affaiblie par rapport à celle du témoin.

d) *Comparaison avec le mélanisme d'autres Insectes.*

Le grand intérêt du mélanisme, tel qu'on l'observe chez les Lépidoptères surtout, et aussi chez quelques Coléoptères, réside dans sa manière d'être par rapport à l'hérédité. Le phénomène aurait à ce point de vue des caractères tout à fait à part et pourrait consister tout aussi bien dans une modification non héritable que dans une mutation héritable (Gerschler, 1914). Bowater (1914) croit pouvoir admettre comme actuellement démontré que, chez les Lépidoptères, il s'agit d'un caractère mendélisant, souvent dominant dans le croisement des individus mélaniques avec la forme souche, plus rarement récessif.

Nous sommes loin de pouvoir établir sur le terrain de l'hérédité un rapprochement entre ces formes de mélanisme et celle qui se présente chez les *Carausius*, les deux espèces étudiées n'étant représentées que par des races en quelque sorte domestiquées, où la reproduction parthénogénésique est seule en jeu depuis une suite d'années déjà longue [1].

On peut dire par contre, sans qu'il soit nécessaire d'y insister autrement, que la manière dont le mélanisme fait son apparition chez les Phasmes, sous l'influence indéniable de l'obscurité et de la couleur du fond, jointe au fait plusieurs fois constaté que la couleur de la mère n'influence pas la proportion des individus sombres, laisse à peine place à une dépendance héréditaire.

A cette première et principale différence on pourrait en ajouter plusieurs autres. Mentionnons seulement celle qu'on entrevoit dans les relations avec la température.

On a admis comme constaté que les températures basses favoriseraient en général le développement des couleurs sombres, au point que la rudesse du climat ne serait pas étrangère à l'ap-

[1] Il y a, il est vrai, apparition sporadique de quelques mâles, mais leur accouplement effectif est encore à constater.

parition du mélanisme proprement dit chez les Lépidoptères (Kolbe, 1893, p. 81). On peut rappeler dans ce même ordre de faits que l'action prolongée du froid, durant le sommeil hivernal, détermine chez les larves de *Gryllus* une surabondance de pigments noirs (Regen, 1906).

A défaut d'expériences personnelles sur le sujet, nous ferons remarquer que celles de Steche (1911), concluent pour le *C. morosus* à une influence tout opposée de la température.

Steche a fait des élevages comparés à chaud (28-30°) et à froid (8-10°). Les individus verts, assez abondants dans toutes ses cultures, ont été surtout nombreux dans les froides. Au chaud, un grand nombre de larves montraient, sur fond jaunâtre, un dessin de taches et de bandes brunes, qui s'étendaient en s'assombrissant progressivement, si bien que les adultes correspondants étaient complètement noirs. Au froid il y a eu tendance à des tons unicolores jaunes ou brun rouge pouvant s'assombrir beaucoup sans atteindre presque jamais le noir [1].

IX

Sur la couleur des larves au premier stade postembryonnaire.

Pour ne pas négliger entièrement la livrée initiale, point de départ direct ou indirect des colorations ultérieures, et aussi pour avoir l'occasion de répondre à une critique de Mac Bride et Jackson, nous présenterons ici quelques remarques sur la couleur des larves à leur premier stade.

Parmi les faits que Mac Bride et Jackson soulignent dans leurs conclusions comme « unexpected » se trouvent ceux-ci : 1° que tous les *Carausius morosus* naissent semblables ; 2° que tous ont un dessin défini formé de pigments vert et brun (*op. cit.*, conclusion 1).

[1] Steche ne dit rien des conditions d'éclairement. Ses cultures à chaud auraient-elles été faites dans une étuve de laboratoire relativement obscure, comme elles le sont souvent ? Il y aurait alors à dissocier les influences respectives de l'obscurité et de la température.

1. La première de ces assertions confirme une remarque générale déjà faite par DE SINÉTY (1901, pp. 22 et 127) d'après l'ensemble des espèces étudiées par lui, savoir que la couleur de la jeune larve contraste par sa fixité avec celle de l'adulte, toujours variable. Cette fixité est d'ailleurs reconnue, au moins équivalemment, par tous les investigateurs qui, depuis, ont mentionné la couleur des très jeunes *morosus* : tous la caractérisent par un terme unique, valable pour l'ensemble des individus.

Ce caractère n'est pourtant pas dépourvu de toute flexibilité. Il peut exister entre les individus de faibles différences, mais des différences tenant aux proportions respectives de pigments existant chez tous. Les jeunes *Donusa*, par exemple, sont le plus souvent pâles, d'une couleur générale brun-jaunâtre avec, de chaque côté, une bande brun-rougeâtre qui part de l'œil et se prolonge jusqu'à l'extrémité de l'abdomen, en diminuant de netteté d'avant en arrière — nous laissons à part les yeux et les antennes : — mais d'autres fois la couleur générale est plus vive, vert-pomme sur l'abdomen, vert nuancé d'orangé sur le thorax, et la bande post-oculaire, moins foncée, s'efface à partir de la région postérieure du mésonotum. On pourrait à la rigueur parler de deux variétés de couleur ; pourtant il est évident que la seconde dérive de la première par une diminution du pigment brun-rouge, entraînant la prédominance du vert dans la couleur du fond et l'oblitération d'une partie du dessin typique.

Ainsi qu'il ressort de cet exemple, les jeunes larves des Phasmides ne sont pas toujours strictement unicolores, si tant est qu'elles le soient jamais. Pourtant, vues à l'œil nu, elles font en général une impression d'ensemble susceptible d'être exprimée par un qualificatif unique, simple ou complexe.

Et ici se place une remarque au sujet du *Car. morosus*.

Après avoir constaté que toutes les larves de cette espèce ont la même couleur à l'éclosion, MAC BRIDE et JACKSON ajoutent que cette couleur a été décrite par MEISSNER comme verte, par DE SINÉTY comme fuligineuse, et ils trouvent qu'aucune des deux descriptions n'est correcte.

En fait, les auteurs mentionnés n'ont pas décrit la livrée du *morosus* jeune, ils l'ont seulement qualifiée au sens tout à l'heure indiqué, en traduisant l'impression d'ensemble qu'elle fait à l'œil nu. S'ils ont fait usage pour cela de deux termes très différents,

la critique n'en peut pas tirer grand avantage, la livrée n'étant pas la même à l'éclosion — phase visée par de Sinéty — et à la fin du premier stade — phase visée (probablement) par Meissner.

Pour ce qui est de la larve récemment éclose, nous ne voyons pas, même aujourd'hui, pourquoi on ne lui attribuerait pas une coloration fuligineuse, en entendant par là la teinte brune d'un verre fumé. Des qualifications analogues ont été employées par d'autres investigateurs, qui parlent, soit de couleur brun-jaune livide (fahlgelbbraun) comme Steche (1911), soit de couleur brun-sépia comme Dobkiewicz (1912). La diversité même de ces qualifications peut bien prouver qu'aucune n'est parfaitement adéquate au caractère, ou que celui-ci est susceptible de légères variations, mais non qu'elles sont simplement incorrectes.

2. Ces réflexions n'excluent pas l'à-propos de la description de détail faite par Mac Bride et Jackson et condensée dans la seconde assertion de leur première conclusion, ci-dessus rappelée. Dans la partie correspondante de leur texte, ils insistent sur le fait que la coloration comporte un dessin défini : dorsalement, suivant la ligne médiane, existe une bande verte qui s'élargit sur l'abdomen en se dilatant aux intersegments et s'accompagne de chaque côté d'une bande brune, d'une raie vert pâle et encore d'une bande brune, tandis que la face ventrale est vert-jaunâtre.

Si, comme on le fait généralement dans la matière, on restreint la signification du terme *dessin* à l'ensemble des parties de couleur spéciale se détachant sur le fond général, la description des investigateurs anglais revient à dire que la couleur de fond est un vert plus ou moins caractérisé comme tel, et le dessin un système de bandes dorso-longitudinales, dont les internes sont réunies sur l'abdomen par des prolongements transversaux.

Nous croyons cette description exacte à cela près que, dans notre matériel, la couleur du fond — donc la couleur de la ligne médio-dorsale, des lignes dorsales comprises entre les bandes brunes et de la face ventrale — n'est pas verte, mais d'une teinte brun-grisâtre beaucoup plus claire que les éléments du dessin.

A l'examen de l'épithélium en survie il nous a été impossible d'identifier d'autres pigments que le brun-sépia et le gris, celui-

ci paraissant tenir la place du vert ou représenter son premier état. Les deux coexistent, semble-t-il, partout, et c'est partout une résultante, variable suivant la prédominance de l'un ou de l'autre, qui détermine l'impression faite sur l'œil.

Evidemment, les proportions respectives des deux pigments varient quelque peu d'un individu à l'autre. Les variations s'expriment, comme chez les *Donusa*, par de légères différences dans la teinte du fond et l'état plus ou moins complet du dessin typique. Chez *C. furcillatus*, dont la livrée première est très pareille à celle de *morosus*, la teinte du fond tendrait davantage à un gris verdâtre.

Il est du reste à noter que la figure 4 *A* de Mac Bride et Jackson, dans laquelle les auteurs donnent une vue dorsale du jeune *morosus*, est beaucoup plus conforme à nos spécimens que leur description ; la bande médio-dorsale n'y est nullement verte, mais du même brun pâle tendant un peu au jaunâtre que les deux autres bandes claires de la face dorsale ([1]).

Nous n'entreprendrons pas de suivre dans le détail les changements qui surviennent tandis que le développement progresse et suivant les conditions qui y président. Constatons seulement qu'avant la fin du premier stade le dessin s'oblitère, la couleur uniforme qui s'établit passant très généralement à un vert olivâtre et devenant franchement verte après la première mue (stade II), même chez des *morosus* qui prendront plus tard une teinte non verte.

Mac Bride et Jackson ont reconnu le virage à la couleur verte pour les individus qui doivent finalement appartenir à une variété verte, mais le phénomène se place pour eux au IIe instar ou stade. Cette manière de le repérer se rattache aux idées que ces investigateurs se sont faites du nombre de mues chez *morosus* : au lieu de 6, nombre normal plusieurs fois constaté, ils en comptent 7, et il se trouve que ce qu'ils considèrent comme IIe instar n'est qu'une période du Ier. Nous devrions justifier cette interprétation ; qu'il nous soit permis, pour éviter un double emploi, d'en renvoyer la preuve à un travail spécial, portant

([1]) Si la figure 4 paraît réellement objective, on a regret de ne pouvoir faire le même éloge de la figure 3, dans laquelle la larve éclosante de *morosus* est représentée avec la tête et le pronotum d'un rouge vif, couleur qu'elle ne présente ni dans l'œuf, ni en dehors.

directement sur le nombre de mues, que nous espérons publier très prochainement.

X

Réaction non chromatique.

Les changements de couleur constituent la forme peut-être la plus frappante de la réaction des Phasmides aux influences dépendant de la lumière, mais non la forme unique. Nous réunirons dans cette dernière section le résultat de quelques observations occasionnelles et un peu fragmentaires sur un certain nombre d'autres.

A ne consulter que l'importance objective, il faudrait s'occuper avant tout de la question des attitudes et des états d'activité et de repos, en tant qu'ils se montrent influencés par la lumière, et notamment par la succession normale du jour et de la nuit. Dans ce domaine physiologique, la réponse aux excitations dépendant de la lumière obéit aux mêmes lois que dans celui du chromatisme : il y a variation périodique à rythme nychthéméral, ainsi qu'il a été établi d'abord par Stockard (1908) pour *Aplopus Mayeri*, puis par Piéron (1910) et Schleip (1911) pour *Car. morosus* ; il y a aussi persistance du rythme (Piéron, Schleip [1]) ; la comparaison avec les Crustacés chromatiquement sensibles à la lumière montre ici encore un parallélisme frappant. Nous n'avons pas cru néanmoins devoir insister sur cet ordre de faits, dont il serait difficile de parler sans s'occuper aussi de questions intimement connexes, comme le mimétisme et la catalepsie, qui débordent par trop notre cadre ; il suffira de constater en gros que notre matériel nous a permis de retrouver les principaux faits décrits dans les travaux qui viennent d'être rappelés. Notons cependant qu'ici, comme dans le cas des changements chromatiques, les réponses aux provocations dépendant de la lumière sont influencées par des facteurs difficiles à préciser, notamment par des facteurs psycho-physiologiques inaccessibles à l'observation directe, qui introduisent beaucoup de diversité dans les

[1] Le travail de Piéron n'est pas cité par Schleip.

résultats et obligent à n'employer pour les énoncer que des formules très élastiques [1].

Nous laisserons également de côté les mouvements de recherche ou de fuite de la lumière (voir Meissner, 1909), pour nous arrêter de préférence sur une autre catégorie de faits non chromatiques, dont la dépendance de l'excitant lumière, bien que très réelle, est peu apparente à première vue.

a) *Texture tégumentaire en rapport avec la clarté du milieu ou la couleur du fond.*

Remarques générales. — La texture superficielle du tégument peut être tout aussi indiscutablement adaptative que sa couleur, et fréquemment les deux sortes d'adaptation vont de pair. Chez *Œdipoda Charpentieri*, par exemple, les représentants les plus communs de l'espèce, adaptés à un fond terreux, ont le dessus du pronotum en même temps brun et grossièrement rugueux ; mais on en rencontre souvent dont le pronotum a pris en totalité ou en partie la couleur rosée ou blanche des plaques de lichens de leur habitat (steppes gypseux de Tarancon, Espagne centrale), et chez ceux-ci l'imitation des plaques de lichens se complète par la disparition des rugosités.

Une dépendance de la lumière et une véritable adaptabilité ne sont d'ailleurs ni plus difficiles, ni plus faciles à comprendre pour des détails de morphologie tégumentaire que pour les pigments. Histologiquement, les uns et les autres relèvent des mêmes cellules ectodermiques, à la fois cuticulogènes et chromatogènes ; il faut admettre : 1° que ces éléments sont aptes à répondre aux provocations qui leur arrivent sous forme de réceptions périphériques par l'entrée en jeu de leur double activité fonctionnelle, ce qui ne comporte pas de difficulté spéciale ; il faut admettre 2° que ce double fonctionnement est réglé sur un plan harmonique d'imitation, ce qui est malaisé à comprendre, mais

[1] Les repas et les déplacements qu'ils exigent ont souvent lieu le jour. — L'état d'agitation déterminé par l'obscurité dépend à un degré marqué du stade évolutif : ce n'est ni chez la très jeune larve ni chez l'adulte, mais chez la larve moyennement développée qu'il est le plus prononcé ; c'est aussi aux stades moyens que les changements pigmentaires quantitatifs et l'adaptation chromatique prennent leur plus grande importance.

aussi bien pour la production des pigments que pour celle des détails cuticulaires.

Texture tégumentaire des Carausius. — Si nous passons aux *Carausius*, nous devons, indépendamment de toute considération théorique, y mentionner les faits suivants :

1° Il existe des individus lisses et des individus rugueux.

2° L'état rugueux ou non rugueux est lié à la coloration : les individus vert pur ou fauve clair uniforme sont lisses, les individus brun sombre ou cendrés sont rugueux.

Ne tenons compte, pour simplifier, que du dessus de l'abdomen.

Dans cette partie du corps la peau est typiquement granuleuse, mais les granules, bien que reconnaissables à leur teinte plus claire, sont en quelque sorte avortés par rapport à ceux du thorax et à peine saillants ; la carène médiane est peu ou pas marquée ; il existe de chaque côté trois carènes accessoires parcourant la région externe des tergites, souvent reliées par des rugules irrégulières, le tout formant les accessoires structuraux les plus apparents. Ces accessoires, tout à fait absents chez les jeunes larves, atteignent leur plus forte expression aux stades larvaires avancés pour diminuer sensiblement plus tard ; les adultes bien verts ou de teinte claire uniforme n'en retiennent presque plus de traces ; si l'insecte appartient à une autre variété de couleur ils sont encore identifiables (carénule interne), ou remplacés par des rides relativement fortes.

Ayant accepté comme un fait que, dans un élevage de *Carausius*, les diverses teintes des adultes, notamment le vert pur et le brun sombre, auxquels nous pourrions limiter ici notre considération, dépendent pour une très grande part de la clarté du milieu et de la couleur du fond, on ne peut guère se refuser à admettre qu'il en est de même des accessoires structuraux.

Doit-on attribuer à la manière d'être de ces accessoires une signification adaptative proprement dite ? L'idée ne peut pas être rejetée au nom des faits, et elle a en sa faveur la signification très générale de la variation chromatique lente, à laquelle la variation structurale se montre associée, mais il serait présentement difficile de l'appuyer sur des analyses de détail.

b) *Vitalité générale en rapport avec l'obscurité et la lumière rouge.*

L'obscurité même incomplète et les radiations rouges paraissent exercer sur la vitalité générale des Phasmides une action de même sens, nocive — probablement par altération du physiologisme nutritif (?) — tendant à se traduire par un ralentissement du développement postembryonnaire, ou par un accroissement de la mortalité.

1. L'obscurité même incomplète ralentit l'évolution postembryonnaire, au moins aux stades jeunes.

C'est ce qui ressort du tableau suivant où sont rapprochés les résultats de quelques élevages comparatifs des *Carausius* et du *Bacillus :*

		Larves mises en expérience.	Adultes obtenus
Car. morosus. Eclosions de fin avril	Pleine lumière. . .	30	24
	Obscurité ménagée.	275	50 (envir.)
Car. furcillatus. Eclosions de fin mai	Pleine lumière. . .	31	26
	Obscurité ménagée.	31	16
Bacillus Rossii. Eclosions du 18 au 22 juin . . .	Pleine lumière. . .	5 (déjà au stade II)	5
	Obscurité ménagée.	5 (—)	4

		Pourcentage des réussites.	Date de la dernière mue.
Car. morosus. Eclosions de fin avril.	Pleine lumière. . .	80	3-20 juillet.
	Obscurité ménagée.	18	19 juillet à début août.
Car. furcillatus. Eclosions de fin mai	Pleine lumière. . .	83	12 août à fin août.
	Obscurité ménagée.	51	27 août à fin août.
Bacillus Rossii. Eclosions du 18 au 22 juin.	Pleine lumière. . .	100	29 août à début de sept.
	Obscurité ménagée.	80	Aucun adulte le 1er oct.

Chez *Donusa*, le ralentissement est peut-être plus prononcé :

a) Dans un élevage en pleine lumière de larves écloses au milieu de juillet, la durée de la vie larvaire pour les mâles a été de trois mois (mues réduites) et trois mois et demi (mues normales). Dans un autre, des larves écloses seulement deux semaines plus tard, mais installées à la chambre obscure à fente, les mâles les plus hâtifs sont devenus adultes après cinq mois et demi, en janvier, et les plus tardifs après neuf mois et demi, en avril.

b) Un mâle du premier juillet élevé en pleine lumière et observé individuellement en vue des mues s'est développé en trois mois et demi. Un autre, seul survivant d'un lot de la même époque mis à l'obscurité ménagée, n'est devenu adulte qu'au milieu de février, avec un retard de quatre mois.

Dans ces deux expériences *a* et *b* l'exagération du retard est imputable en grande partie à l'intercalation de la mauvaise saison, mais cette autre cause défavorable n'a pu intervenir qu'à la suite d'un retard déjà considérable causé par l'obscurité.

Comme c'était à prévoir, le retard porte surtout sur les stades jeunes ; il peut être nul quand on soumet à l'action de l'obscurité des larves avancées, devenues résistantes vis-à-vis des influences noçives. Pour deux larves très pareilles de *Car. morosus* ayant fait leur avant-dernière mue le même jour, ou tout au plus à un jour d'intervalle, la durée du dernier stade larvaire a été la même à l'obscurité ménagée et à la pleine lumière.

Le ralentissement de l'évolution postembryonnaire sous l'influence de l'obscurité continue répond à son accélération sous l'influence inverse de l'éclairement continu, constatée chez *morosus* par Mac Bride et Jackson. Ayant soumis à la lumière exclusive et continue d'une lampe électrique de 16 candles 12 larves venant d'éclore, ces investigateurs ont trouvé que le développement larvaire global s'était effectué avec une avance de six semaines sur les témoins (*op. cit.*, p. 117).

2. L'obscurité même incomplète élève la mortalité larvaire, surtout aux stades jeunes.

En se reportant à l'avant-dernière colonne du tableau donné au paragraphe précédent, on remarque déjà que le déchet, dans les élevages comparatifs, a toujours été plus grand à l'obscurité qu'à la pleine lumière.

On peut préciser davantage et dire que la mortalité est surtout grande aux stades jeunes. Nous ne donnerons qu'un exemple emprunté au *C. morosus*, mais en remarquant que les autres espèces en fourniraient de semblables.

Un lot de *Car. morosus*, comprenant au début 186 individus venant d'éclore, ayant été mis à la chambre obscure à la fin d'avril, était réduit un mois plus tard, avant la deuxième mue, à 74, le déchet pour cette seule période étant d'environ 60 0/0. Dans un lot témoin laissé au jour libre et comprenant au début 137 larves de la même époque, le déchet pour la même période n'a été que de 37 0/0 environ (chiffre d'ailleurs élevé, aucune précaution particulière n'ayant été prise pour l'abaisser).

3. La lumière rouge semble avoir sur la vitalité générale une action comparable à celle de l'obscurité.

Nous avons eu occasion de relever ce fait assez remarquable que, d'après les observations concordantes de de Sinéty et de v. Dobkiewiez, l'obscurité ou un fond noir et la lumière rouge exercent sur le chromatisme des *Carausius* une influence de même sens (provocation de la couleur noire); il semble bien que le parallélisme se maintienne quand il s'agit d'influence sur la vitalité.

Rappelons l'expérience déjà citée à propos de la sensibilité chromatique de *Donusa prolixa*, dans laquelle plusieurs centaines de jeunes larves ont été mises par lots successifs, du milieu de septembre à la fin d'octobre, dans un cristallisoir entouré latéralement et recouvert en dessus d'une toile rouge. A chaque visite on trouvait de nombreux cadavres et on constatait l'état improspère des larves survivantes, bien que l'approvisionnement ne laissât pas à désirer. Le 15 décembre l'individu le plus avancé, un mâle, n'avait fait que 3 mues sur 7. Un mois plus tard le nombre des survivants n'atteignait pas 40 et il est tombé finalement à 14.

Environ 80 larves de *Bacillus Rossii* ont été mises en expérience dans les mêmes conditions que les précédentes, du milieu de septembre au milieu d'octobre, avec des résultats analogues. En mars une seule survivait; elle avait encore la moitié de ses mues à effectuer.

Il n'a pas été fait d'expériences rigoureusement comparatives et il est juste de remarquer que les deux élevages rapportés correspondent à la plus mauvaise époque de l'année. C'est pour tenir compte de cette circonstance que la conclusion n'est pas énoncée sous une forme plus catégorique.

c) *Développement postembryonnaire en rapport avec l'aveuglement.*

L'aveuglement tel que nous l'avons pratiqué, sans lésion traumatique, ne peut agir qu'en réduisant l'intensité de la lumière reçue par les yeux. Son influence, quand il s'agit de phénomènes supposant des perceptions visuelles, comme sont sans doute pour une grande part les changements chromatiques, doit être comparable à celle de l'obscurité. Que devient-elle lorsque les centres nerveux ne sont pas aussi directement impliqués ? C'est l'expérimentation seule qui peut renseigner à cet égard. Nous avons cherché à réunir quelques indications relatives à la marche du développement postembryonnaire.

1. *L'aveuglement pratiqué sur la larve à partir des stades moyens tend à altérer le nombre normal des mues.*

Nous rencontrons ici, sous la forme d'une altération du nombre normal des mues, une modalité assez inattendue de la réaction au manque de lumière, et la surprise augmente encore du fait que, sans pouvoir révoquer en doute la perturbation, on se trouve amené à admettre qu'elle n'a pas toujours lieu dans le même sens.

Rappelons que le nombre des mues, par lesquelles le développement postembryonnaire, rendu discontinu, se trouve partagé en un nombre déterminé de tronçons ou stades, est essentiellement variable d'une espèce à l'autre, mais tenu pour relativement constant chez la même espèce, si bien qu'il en représente un des caractéristiques biologiques.

Les Phasmides, pourtant, montrent une assez grande flexibilité à ce sujet. Dès 1901, l'un de nous a mentionné deux espèces indiennes de cette famille, *Menexenus obtusespinosus* et *Dixippus morosus*, qui lui ont fourni deux nombres différents de mues : 5 et 4 la première, 6 et 5 la seconde (de Sinéty, 1901, p. 19). Des constatations analogues ont été faites depuis sur d'autres espèces ; nous nous dispenserons pour le moment de les rapporter en détail, comptant revenir prochainement sur cette question dans une étude à part. Notre but ici est simplement de montrer qu'il faut

admettre une relation entre la cécité expérimentale et la variation du nombre normal des mues. Sur les quatre espèces qui ont servi de base au présent travail, trois ont permis de la constater. La quatrième, *Donusa prolixa*, a été négligée intentionnellement, sa trop grande variabilité au point de vue dont il s'agit nous ayant fait craindre des complications qui auraient pu nuire à la netteté des résultats.

Carausius morosus. — Nombre normal des mues : 6 (DE SINÉTY 1901, MEISSNER 1909 [1]); nombre exceptionnel : 5 (DE SINÉTY 1901).

I. — 4 larves mesurant 35-37 mm., ayant par suite normalement 3 mues à faire [2], sont mises en observation le 18-VII-16, l'une, *a*, étant laissée normale, les autres, *b*, *c*, *d* étant aveuglées et marquées ; on renouvelle après chaque mue l'application de peinture noire.

Sort de *a* :		
21-24-VII, mue avec passage à . .	48-50 mm.	pénult. stade
4-VIII, » » »	60 mm.	larv., 12 j. env.
27-VIII, dernière mue avec passage à	79 mm.	dernier stade larv., 23 jours.
Sort de *b* :		
19-VII, mue avec passage à . . .	45 mm.	pénult. stade
4-VIII, » » »	58 mm.	larv., 16 jours.
21-VIII, dernière mue avec passage à	71 mm.	dernier stade larv., 17 jours.
Sort de *c* :		
21-VII, mue avec passage à . . .	47 mm.	pénult. stade
4-VIII, » » »	60 mm.	larv., 14 jours.
20-VIII, dernière mue avec passage à	?	dernier stade larv., 16 jours.
Sort de *d* :		
28-VII, mue avec passage à . . . (croissance sans mue jusqu'à 53)	42 mm.	pénult. et dern. st. larv. cond.
29-VIII, dernière mue avec passage à	70 mm.	en un seul, 31 j.

II. — 4 larves prises au même stade que les précédentes et mises comparativement en observation, 2 normales et 2 aveuglées, ont toutes fait 3 mues.

Conclusion : une fois sur cinq le badigeonnage des yeux pra-

[1] MAC BRIDE et JACKSON estiment que MEISSNER a fait erreur, et que le nombre vrai est 7. Nous examinerons dans le travail tout à l'heure annoncé comment les investigateurs anglais ont été amenés à compter une mue de trop.

[2] Aux stades jeunes ou moyens et dans un même élevage, les dimensions sont une caractéristique de stade pratiquement sûre.

tiqué à partir de la troisième mue a été suivi de la suppression d'une des mues ultérieure.

Il convient de relever sur le tableau de l'expérience I quelques particularités ayant accompagné la suppression.

La mue qui a suivi l'aveuglement, chez l'individu *d*, a été retardée (survenue le 28 VII, les individus *a*, *b*, *c* ayant mué le 19 ou le 21) ; après cette mue la taille a augmenté progressivement de plus de 10 mm., alors que normalement elle reste à peu près invariable dans l'intervalle de deux mues consécutives — exception faite de l'intervalle entre l'éclosion, qui s'accompagne de mue, et la première mue proprement dite ; — la dernière mue a été encore plus retardée, et l'intervalle de 31 jours, qui a séparé les deux diffère peu de la durée totale 12 + 23, 16 + 17, 14 + 16 du pénultième et du dernier stades réunis, chez les individus *a*, *b*, *c*, qui ont mué trois fois. Ces circonstances indiquent clairement que la mue supprimée est l'avant-dernière ou la cinquième du nombre normal, et que la suppression de l'exuviation n'entraîne pas celle d'un stade, mais seulement la fusion des deux stades qu'elle aurait séparés. La croissance qui se produit au cours du stade condensé correspond à la croissance (en apparence brusque) qui aurait dû se produire à la mue elle-même ; elle demeure toutefois un peu faible, et un adulte qui a eu des mues réduites se distinguera ordinairement par sa taille relativement petite — ici 70 mm. au lieu de 79.

Carausius furcillatus. — Nombre normal des mues : 6 ; nombres exceptionnels : 5, 7 (données inédites) [1].

III. — 4 larves de 32 mm. ayant fait 2 mues, *a*, *b*, *c*, *d*, sont aveuglées et mises en observation le 29-VIII-16 (le badigeonnage est répété après chaque mue).

Sort de *a* :

10-IX-16, mue avec passage à . .	40 mm.	21 jours.
1-X-16, » » »	53 mm.	
30-X-16, meurt ; la taille et d'autres caractères montrent qu'elle avait deux mues à faire.		

Sort de *b* :

5-IX-16, mue avec passage à. . .	?	25 jours.
1-X-16, » » »	53 mm.	
7-XI-16, » » »	63 mm.	38 jours.

[1] Le nombre normal a été obtenu seul et régulièrement dans des élevages répétés en 1907, 1911, 1916.

26-II-17, meurt ; la taille et d'autres caractères montrent qu'elle avait une mue à faire.		
Sort de *c* :		
11-IX-16, mue avec passage à . .	40 mm.	47 jours.
27-X-16, » » »	57 mm.	
30-I-16, dernière mue avec passage à	64 mm.	Plus de trois mois
Sort de *d* :		
1-IX-16, mue avec passage à. . .	?	23 jours.
24-IX-16, » » »	45 mm.	
4-X-16, » » »	52 mm.	10 jours.
7-XI-16, » » »	26 mm.	34 jours.
26-II-17, dernière mue avec passage à	78 mm.	3 mois et demi.

IV. — 1 larve de 32 mm., aveuglée et suivie à part, avec la précaution de renouveler l'application de peinture après chaque exuviation, mue 4 fois, comme les larves normales.

Conclusion : deux fois sur cinq l'aveuglement a été suivi d'une perturbation du nombre des mues, une fois par réduction ou condensation de deux stades en un seul (III, *c*), une fois par augmentation ou dédoublement d'un stade (III, *d*).

L'expérience principale ayant été faite tardivement, les mauvaises conditions saisonnières ont ajouté leur action à l'affaiblissement dû au traitement expérimental, comme le montrent d'une part la mort prématurée de *a* et *b*, d'autre part la prolongation des derniers stades de *c* et *d*. La complication qui en résulte n'empêche pas cependant qu'on ne puisse entrevoir dans le tableau de l'expérience quelques particularités dignes d'intérêt.

Dans le cas de condensation (sort de *c*), le stade compris entre les deux mues qui ont suivi le premier badigeonnage, s'est notablement allongé (47 jours au lieu de 21 ou 25) et la différence de taille correspondante a été considérable (17 mm. au lieu de 13 [cas de *a*]). Cette double circonstance ferait supposer que la mue supprimée n'est pas la pénultième de la série normale, comme pour le *morosus* aveuglé un stade plus tard, mais l'antépénultième ou IVe.

Dans le cas de dédoublement (sort de *d*), l'intervalle entre les deux premières mues qui ont suivi la première application de peinture diffère peu de celui qui correspond à ces deux mues dans les séries normales (cas de *a* et *b*), mais la taille mesurée après la deuxième est très inférieure à celle des cas normaux

(45 mm. au lieu de 53). D'autre part, l'intervalle entre la deuxième et la troisième est très court (10 jours) et la taille mesurée après cette troisième mue n'atteint même pas celle qui a été trouvée après la seconde dans le régime normal. On peut en déduire que le stade dédoublé par intercalation d'une mue supplémentaire est le pénultième ou V^e de la série normale.

Pourquoi une même cause a-t-elle déterminé chez un individu une condensation de stades et chez un autre un dédoublement, aucune circonstance ne nous a permis de l'entrevoir.

Bacillus Rossii. — Nombre normal des mues : 6 (Meissner 1912-13). Le nombre 5 a été donné à plusieurs reprises comme normal (Kheil 1900, Godelmann 1901) ; il ne peut être accepté que comme exceptionnel.

V. — 2 larves de 37 mm., ayant fait 3 mues, sont mises en observation le 26-VIII-16, l'une, *a*, servant de témoin, l'autre, *b*, étant aveuglée et l'application de peinture étant renouvelée après chaque exuviation.

Sort de *a* :

31-VIII-16, mue avec passage à	50 mm.
24-IX-16, » » »	58 mm.
28-III-17, dernière mue avec passage à . . .	67 mm.

Sort de *b* :

27-VIII-16, mue avec passage à	50 mm.
12-IX-16, dernière mue avec passage à . . .	70 mm.

VI. — 2 larves de 28 mm., n'ayant fait que 2 mues, sont traitées et suivies comparativement comme les précédentes : l'une et l'autre muent trois fois synchroniquement ; l'expérience a été interrompue par suite d'un accident, mais elle suffit à montrer que l'aveuglement n'a pas eu d'effet saisissable.

Conclusion : dans l'expérience V l'individu aveuglé a fait une mue de moins que le normal et est arrivé plus tôt à l'état adulte ; il est demeuré petit — les beaux exemplaires de *B. Rossii* atteignent 98 ou 100 mm. —. La taille encore plus petite de l'individu normal et la grande prolongation de son dernier stade larvaire sont dues en très grande partie aux conditions saisonnières.

En résumé, 3 espèces faisant normalement 6 mues, en plus de celle qui accompagne l'éclosion, et traversant 6 stades larvaires, ont permis de constater que ces nombres peuvent être influencés par la cécité expérimentale. Sur 12 individus aveuglés après chaque mue, à partir de la deuxième ou de la troisième, 3 ont montré une condensation de stades, 1 a montré un dédoublement.

Il suffit de ne pas perdre de vue la complexité des détermi-

nismes physiologiques pour comprendre que la même proportion ne se retrouvera pas nécessairement dans toutes les expériences analogues. Telle qu'elle se présente ici, toutefois, cette proportion est beaucoup trop élevée comparativement à ce que donnent les conditions normales, pour qu'on puisse mettre en doute la réalité d'une influence exercée par le manque de lumière sur le régime des mues et le sens le plus général de cette influence.

Il y a lieu de rapprocher ces résultats de ceux obtenus par Henry et Harry Severin (1915) sur une cause de perturbation des mues toute différente, la chaleur. Après avoir étudié l'influence de la température sur les mues de *Diapheromera femorata* Say, ces auteurs concluent que « A low temperature has a tendency to decrease the number of molts, while a high temperature increases the number » (*op. cit.*, p. 19). Si on met à part le cas assez surprenant et jusqu'ici unique du dédoublement de stade observé chez *Car. furcillatus*, on peut dire que, dans l'ordre de faits qui nous occupe, la cécité non traumatique agit comme les basses températures ; elle vient se placer parmi les causes qui peuvent altérer le régime ecdysial en influençant défavorablement le physiologisme.

2. *L'aveuglement tend à accélérer le passage à l'état imaginal, même quand il n'altère pas le nombre des stades larvaires*

On peut remarquer sur le tableau de l'expérience I, relative à *Car. morosus*, que les larves aveuglées, lorsqu'elles n'ont pas modifié le nombre de leurs mues, les ont précipitées sensiblement, de manière à parvenir à l'état imaginal plus tôt que les larves normales (*b* et *c* comparés à *a*).

Ce résultat semble avoir une assez grande généralité. Il reparaît dans une nouvelle série d'expériences où d'ailleurs le nombre normal des mues s'est maintenu. Il n'est pas en opposition avec le fait énoncé plus haut que la cécité ralentit le développement postembryonnaire envisagé en bloc, mais il appuie la remarque que le ralentissement porte surtout sur les stades jeunes.

Carausius morosus.

VII. — Deux larves mesurant 38 mm., ayant fait le 6 juillet leur troisième mue, sont mises en observation à cette date, l'une, *a*, servant de témoin, l'autre, *b*, étant aveuglée, et l'aveuglement est renouvelé après chaque mue.

Sort de *a* :

20. VI, 4e mue . . . . } Avant-dernier stade larvaire : 20 jours ;
10. VII, 5e mue. . . . . } Dernier stade larvaire : 19 jours.
29. VII, 6e et dernière mue

Sort de *b* :

19. VI, 4e mue . . . . } Avant-dernier stade larvaire : 15 jours ;
4. VII, 5e mue . . . . . } Dernier stade larvaire : 20 jours.
24. VII, 6e et dernière mue

VIII. — Trois larves, ayant, comme les précédentes, deux stades larvaires à parcourir, sont suivies à part, deux étant aveuglées, la troisième servant de témoin : la durée du dernier stade n'est pour les premières que de 16 et 17 jours, tandis qu'elle atteint 23 chez le témoin.

Carausius furcillatus.

IX. — Deux larves de 32 mm., ayant 4 mues à faire, bien pareilles en tout, sont mises comparativement en observation le 18 juillet, l'une aveuglée, l'autre servant de témoin : le 27 août celle-ci n'était encore qu'à son cinquième stade (après la 4e mue), tandis que l'aveugle était au sixième depuis 7 jours (expérience non achevée).

Ces observations convergentes témoignent d'une influence tendant à accélérer le passage à l'état imaginal.

Conclusions générales.

1. Ce n'est pas une opinion mais un fait que la lumière réduite (obscurité ménagée) augmente, dans un élevage de *Carausius*, la proportion des individus brun sombre ou noirs (p. 186).

2. L'apparition d'individus non verts, dans un élevage de *Bacillus Rossii* ou de *Donusa prolixa*, n'est pas favorisée par l'obscurité proprement dite ; elle l'est par une légère réduction de la lumière normale (p. 192).

3. Il semble exister, pour les divers Phasmides chromatiquement sensibles à la lumière, un optimum de clarté en deça et au-delà duquel la proportion des individus brun sombre (type *Carausius*), ou simplement non verts (type *Bacillus*), va en diminuant ; cet optimum tend à se rapprocher de l'obscurité complète pour le type *Carausius* et de la pleine lumière pour le type *Bacillus* (p. 195).

4. En général une obscurité ménagée tend à renforcer ou du moins à conserver des teintes rousses ou brun sombre qui s'affaiblissent à la lumière (p. 197).

5. La variation périodique de couleur, déjà connue pour *Carausius morosus* (DE SINÉTY, MEISSNER, SCHLEIP), existe aussi pour *Car. furcillatus*, *Bacillus Rossii*, *Donusa prolixa* (pp. 201, 204).

6. La variation périodique peut exister chez la larve ; elle cesse dans ce cas au voisinage de chaque crise ecdysiale, où il y a persistance de la livrée diurne (p. 203).

7. La variation périodique, essentiellement rapide et alternative, n'impliquant que des changements situels de pigments, se superpose souvent à une variation continue, lente, supposant des changements quantitatifs (p. 209).

8. Une même espèce peut avoir plusieurs cycles de variation différant à la fois par la livrée diurne et la livrée nocturne ; toutes les couleurs de l'espèce ne sont pas susceptibles d'entrer dans un cycle de variation (pp. 210, 214).

9. Les deux changements inverses d'un cycle sont provoqués normalement par la succession des jours et des nuits, mais ils sont hâtifs par rapport au lever et au coucher du soleil, ne correspondent pas à une même clarté du ciel et se produisent même à l'obscurité ménagée ; ils peuvent être déterminés par des excitations indépendantes de la lumière (pp. 216, 219).

10. La livrée nocturne, ordinairement plus sombre que la livrée diurne (les deux *Carausius*, *Bacillus*), peut aussi être plus claire (*Donusa*) (p. 207).

11. Très semblable pour le fond à celle des Crustacés changeants, la variation périodique des Phasmides en diffère par plusieurs traits :

a) Les pigments qui y sont en jeu sont tous corpusculaires et intra-épithéliaux (p. 227) ;

b) Le phénomène a moins de tendance à se produire (p. 231) ;

c) La livrée nocturne n'est pas la même pour tous les cycles et n'est pas toujours claire (p. 232) ;

d) Le changement vespéral se montre plus tôt, souvent avant le coucher du soleil (p. 233) ;

e) La livrée nocturne est indépendante du fond (p. 233).

12. Plusieurs particularités observées dans les élevages sont favorables à l'idée d'une adaptation chromatique :

a) Grande prédominance des individus verts dans les élevages prospères en plein jour et sur feuillage vert (toutes les espèces) (p. 238) ;

b) Grande prédominance des bruns dans les élevages prospères au plein jour et sur feuillage pourpre (*Carausius*) (p. 239) ;

c) Harmonisation avec le fond sans que celui-ci fournisse l'aliment (*Carausius*) (p. 242).

13. A côté d'autres facteurs intervenant dans l'adaptation chromatique, il semble nécessaire d'admettre un facteur interne distinct de l'hérédité, individuel, se révélant par l'affection pour le support : l'adaptation ne peut pas être considérée comme un processus exclusivement passif, elle ne se produit pas à moins que l'insecte ne s'y prête (p. 246).

14. En plus de cinq pigments épithéliaux, tous corpusculaires, il existe chez les *Carausius* quatre sortes de pigments cuticulaires, simples substances d'imprégnation : un rouge, un jaune serin, un vert bleu, un noir, paraissant être en rapport d'origine avec les premiers ; le rôle du pigment noir peut devenir assez important dans la variation lente et, par suite, dans l'établissement des livrées adaptatives (p. 255).

15. Le *nigrisme* réalisé chez les *Carausius* noirs ou brun sombre atteint sa plus grande intensité dans les larves avancées ; dans ces larves il peut s'affaiblir graduellement à la pleine lumière jusqu'à disparition totale ou seulement partielle ; il est plus stable dans les adultes, du moins lorsqu'ils ont séjourné un assez long temps à l'obscurité ménagée après leur dernière mue (p. 258).

16. Comparativement au nigrisme ou au mélanisme proprement dit des Lépidoptères, le phénomène se présente comme un cas d'adaptation homophane, nullement comme une mutation héritable (p. 261).

17. Nous n'avons identifié chez la très jeune larve des *Carausius* que deux pigments corpusculaires, le gris (premier état du vert ?) et le brun ; existant partout, mais en proportions relatives différentes suivant les régions, ils donneraient lieu à une coloration de fond gris brunâtre, sur laquelle se détache un dessin de bandes brunes, héréditaire mais sensible aux influences de milieu (p. 264).

18. Chez les *Carausius*, la netteté et le relief des rugosités

tégumentaires se montrent liés à la coloration, et dépendent par suite, comme celle-ci, dans une large mesure, des conditions d'éclairement (p. 268).

19. L'obscurité même incomplète et les radiations rouges exercent sur les Phasmides une influence nocive, surtout sensible aux stades jeunes, où elle se traduit par un ralentissement du développement postembryonnaire et un accroissement de la mortalité (p. 269, 271).

20. L'aveuglement pratiqué sur la larve à partir des stades moyens tend à altérer le nombre normal des mues, le plus souvent par condensation, plus rarement par dédoublement de stades larvaires ; il tend à accélérer les dernières mues, même quand il n'en modifie pas le nombre, donc à abréger la dernière période de la vie larvaire (p. 272, 277).

PUBLICATIONS CITÉES

1914. Bowater, W. — Heredity of Melanism in Lepidoptera (*Journ. of Genetics*, vol. 3).

1908. Brunner von Wattenwyl, C. u. Redtenbacher, J. — Die Insektenfamilie der Phasmiden. Leipzig, 1908.

1915. Crozier, W. J. — The Sensory reactions of *Holothuria Surinamensis* Ludwig (*Zool. Jahrb., allg. Zool. u. Physiol.*, Bd. 35).

1896. Cuénot, L. — Sur la Saignée réflexe et les moyens de défense de quelques Insectes (*Arch. Zool. exp. et gén.*, 3e série, t. 4).

1904. Daiber, Marie. — Beiträge zur Kenntnis der Ovarien von *Bacillus Rossii* Fabr. nebst einigen biologischen Bemerkungen. (*Jen. Zeitschr. Naturwiss.*, Bd. 34).

1912. Dobkiewicz, Leo V. — Einfluss der äusseren Umgebung auf die Färbung der indischen Stabheuschrecken. *Dixippus morosus* (*Biolog. centralbl.* Bd. 32).

1916. Durken, B. — Ueber die Wirkung Verschiedenfarbiger Umgebung auf die Variation von Schmetterlingspuppen. Versuche an *Pieris brassicæ* (*Zeitschr. Wiss. Zool.*, Bd. 116).

1913. Fryer, J. C. F. — Preliminary Note on some experiments with a polymorphic Phasmid (*Journ. of genetics*, vol. 3).

1900. Gamble, F. W. a. Keeble, F. W. — *Hippolyte varians* : a Study in Colour-changes (*Quart. Journ. micr. Sc.*, vol. 43, N.S.).

1914. Gerschler, M. W. — Melanism bei Lepidopteren als Mutation und individuelle variation (*Zeitschr. f. indukt. Abstammungs-Vererbungslehre*, Bd. 13).

1901. Godelmann, R. — Beiträge zur Kenntnis von *Bacillus Rossii* Fabr. mit besonderer Berücksichtigung der bei ihm vorkommenden Autotomie und Regeneration einzelner Gliedmassen (*Arch. f. Entwickelungsmekanik der organismen*, Bd. 12).

1878. Jourdain, S. — Sur les changements de couleur du *Nika edulis* (*C. R. Ac. Sc.*, t. 87).

1914. Jörschke, H. — Die Facettenaugen der Orthopteren und Termiten (*Zeitschr. Wiss. Zool.*, Bd. 111).

1900. Kheil, N. — Biologisches über *Bacillus Rossii* (*Ent. Zeitschr.*, nº 16 u. 17).

1904. Keeble, Fr. a. Gamble, F. W. — The colour-Physiology of Higher crustacea (*Philos. Trans. Royal Soc. London*, B. vol., 196).

1893. Kolbe, H. J. — Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin, 1893

1876. Leydig, F. — Bemerkungen über Farben der Haut decke und Nerven der Drüsen bei Insekten (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 12).

1915. Mac Bride, E. W. a. Miss Jackson, A. — The Inheritance of Colour in the Stick-Insekt *Carausius morosus* (*Proceed. R. Soc.* Ser. B., Vol. 89).

1909. Meissner, O. — Biologische Beobachtungen an der indischen Stabheuschrecke *Dixippus morosus* Br. (Phasm. ; orth.) (*Zeitschr. f. Wiss. Insektenbiol.*, Bd. 5).

1910. Meissner, Otto. — Ex-ovo-zucht von *Bacillus Rossii* Fabr. (*Intern. Entomol. Zeitschr. Gerben*, Jahrg. 4).

1912-13. Meissner, O. — Weiteres zur Biologie v. *Diapheromera femorata* Say ; insbesondere über eine kopula mit *Dixippus morosus* Br. (*Intern. Ent. Zeitschr.*, Jahrg. 6).

1909. Pantel, J. — Notes de Neuropathologie comparée, Ganglions de larves d'Insectes parasités par des larves d'Insectes (*Le Névraxe*, vol. 10).

1915. Pantel, J. — Notes orthoptérologiques. VI. Le « vomer sous-anal » n'est pas le « titillateur » ; étude des segments abdominaux et principalement du segment terminal des mâles chez les Phasmides (*Ann. Soc. Ent. de France*, vol. 84).

1917. Pantel, J. — Descriptions de *Carausius* nouveaux (Orth. Phasm.) et note sur les *Carausius* de l'Inde méridionale (*Ann. Soc. Ent. de France*, vol. 86).

1910. Piéron, H — Le rythme des attitudes mimétiques chez un Phasmide (orthoptères), le *Dixippus morosus* (*Bull. du Muséum d'Hist. nat.*, t. 16).

1914. Piéron, H. — Recherches sur le comportement chromatique des Invertébrés et en particulier des Isopodes (*Bull. Sc. Fr. et Belg.*, t. 48).

1912. Polimanti, Osw. — Einfluss der Augen und der Bodenbeschaffenheit auf die Farbe der Pleuronectiden (*Biol. Centrbl.*, Bd. 32).

1906. Regen, J. — Untersuchungen über den Winterschlaf der Larven von *Gryllus campestris* L. (*Zool. Anz.* Bd. 30).

1911. Schleip, W. — Der Farbenwechsel von *Dixippus morosus* (*Zool.* (*Jahrb., allgem. Zool. u. Physiol.*, Bd. 30).

1915. Schleip, W. — Ueber die Frage nach der Beteiligung des Nervenssystems beim Farbenwechsel von *Dixippus* (*Zool. Jahrb. allgem. zool. u. Physiol.*, Bd. 35).

1913. Severin Henry H. P. a Severin Harry C. — The Effect of Temperature on the Molting of the Walking-Stick, *Diapheromera femorata* Say (Orthop.) (*Entomol. News*, vol. 24).

1901. Sinéty, R. de. — Recherches sur la Biologie et l'Anatomie des Phasmes. Thèse de Paris (*La Cellule*, t. 19).

1911. Steche. — Die Färbung von *Dixippus morosus* (*Zool. Anz.* Bd. 37).

1908. Stockard, Charles R. — Habits, Reactions and Mating Instinct of the « Walking-Stick », *Aplopus mayeri* (*Carnegie Instit. of Washington. Papers from the Tortugas Laboratory*, vol. 2. Public. n° 103).

1903. Vosseler, J. — Beiträge zur Faunistik und Biologie der Orthopteren Algeriens und Tunisiens. II (*Zool. Jahrb.*, *Syst.* Bd. 17).

1913. Zacharias, Otto. — Zu dem UmfärbungsPhänomen der Stabheuschrecke *Dixippus morosus* (*Biol. Centrbl.* Bd. 33).

Lucienne DEHORNE

COMPORTEMENT

DES FORMES AGAMES ET SEXUÉES

DE LA MYRIANIDE

Malaquin (1) est le seul auteur qui ait donné sur la biologie des Myrianides quelques indications intéressantes ; ses prédécesseurs, n'ayant rencontré que des individus isolés, n'ont songé chaque fois qu'à décrire une espèce nouvelle. C'est ainsi que Montagu (2), étudiant à trois reprises la *Myrianida* de la côte du Devonshire, la nomma d'abord *Nereis pinnigera* (1808), puis *Nereis maculosa* (1812) et enfin *Nereis doridea* (1815). Milne-Edwards (3) a désigné l'unique exemplaire qu'il recueillit sous le nom de *Myrianida fasciata* (1845). Sur un très jeune individu trouvé dans le Golfe de Naples, Claparède (4) décrivit à nouveau la même espèce, avec un nom différent : *M. maculata*.

Giard (5) a rapporté la *M. fasciata* de Milne-Edwards à la *M. pinnigera* de Montagu. Plus tard, avec raison, Mac-Intosh (6) a fait rentrer ces diverses espèces dans la seule *Myrianida pinnigera* Montagu, et le genre *Myrianida* n'en comporte pas d'autre.

(1) Malaquin. Recherches sur les Syllidiens. *Bull. Soc. Sc. et Arts Lille*, 1893.

(2) Montagu. *Trans. Linn. Soc.* IX (1808) et XI (1815). *Penn. Brit. Zool.* Edition 1812.

La *Nereis pinnigera* représentée par Montagu est une souche accompagnée d'un seul bourgeon. Sa *N. maculosa* est une *Sacconereis* et sa *N. doridea* est un zoïde femelle. L'auteur ignora la multiplication scissipare, bien qu'il ait remarqué que : « the posterior end suddenly decreases and becomes very small, as if that part had been newly formed, a circonstance of no unreasonable conjecture, as it is well known that many of the Mollusca tribe are able of reproduction ».

(3) Milne-Edwards. Observations sur le développement des Annélides. *Ann. Sc. Nat.* 3e série, t. III (1845). Une souche avec plusieurs bourgeons indiqués.

(4) Claparède. Annélides chétopodes de Naples (1886).

(5) Giard. *Bull. Sc. France-Belgique*, t. XXII (1890).

(6) Mac-Intosh. The British Annelids. *Roy. Society* (1908).

1. L'habitat des Myrianides

Les Myrianides que nous ont fait connaître ces auteurs provenaient de *dragages par 10 à 15 mètres de profondeur*. Bien que, naguère, Giard les déclara nombreuses sur les côtes de Bretagne, ces Annélides passent pour être peu répandus ; jusqu'ici trois exemplaires seulement ont été recueillis sur la côte bretonne, deux l'ont été par de Saint-Joseph [1], au voisinage de Dinard et le troisième par de Beauchamp dans les Cystosires de Roscoff. Ce dernier échantillon figure dans la collection d'Annélides du Laboratoire de Roscoff sous le nom de *M. fasciata* M.-Edw. (Détermination Pruvot).

La petite série que Malaquin réussit à récolter sur les côtes du Boulonnais est le fruit de recherches opiniâtres ; elle provenait tout entière de dragages ; elle comprenait : Une Myrianide sans « stolons », c'est le nom donné aux zoïdes nés par bourgeonnement ; une souche suivie de stolons femelles ; une souche suivie de stolons mâles ; une *Sacconereis* [2] sur laquelle l'auteur a pu suivre les premiers stades de la segmentation des œufs ; enfin des *Polybostrichus* [3]. Ces résultats constituaient un progrès remarquable sur le passé, car ils ont permis à l'auteur de saisir la relation des formes de l'espèce et d'entrevoir leur évolution. Toutefois, une série d'individus si réduite ne peut suffire à faire connaître l'ensemble des phénomènes biologiques qui caractérisent cette espèce ; elle ne permet pas, en particulier, la recherche de leur déterminisme.

Mac-Intosh a essayé de définir l'habitat des Myrianides, en se basant sur ce que ramène la drague. Chacun des trois exemplaires qu'il a recueillis l'a été dans un dragage différent : l'un a été ramené avec des Tuniciers et des Eponges, le second avec des *Modiola modiolus* (Horse-mussels), le troisième avec des *Laminaria digitata* (Tangle-roots). Nous pourrions admettre que les Myrianides partagent l'habitat des Tuniciers, des Eponges et des Modioles si les échantillons avaient été plus nombreux ;

[1] De Saint-Joseph. Annélides des côtes de Dinard. *Ann. Sc. Naturelles* (1887).
[2] Stolon femelle, devenu libre.
[3] Stolons mâles, devenus libres.

mais comme chacun sait, le dragage est un moyen d'investigation fort rudimentaire.

Sans le secours de la drague, j'ai récolté sur la côte, entre Roscoff et Morlaix, un grand nombre d'exemplaires, je dois cependant reconnaître que la Myrianide est le Syllidien le moins répandu sur le littoral breton.

Ainsi que l'avaient indiqué les dragages, ces Annélides vivent au voisinage des côtes, entre dix et vingt mètres, mais *exclusivement sur des fonds rocheux*. A Roscoff, la *Myrianida pinnigera* est cantonnée dans une petite vallée qui traverse l'Herbier et qui, aux marées les plus basses, reste toujours remplie par l'eau de la mer. Cette dépression n'est autre qu'un chemin profond creusé depuis des années par le charroi des goémons. Tous les Zostères ont disparu de cette voie encaissée, dont les pierres servent de supports aux Fucus et aux Laminaires. A marée basse, toutes les eaux qui dévalent de la grève découverte impriment à celles de ce ruisseau un courant assez rapide ; sous le gravier qui couvre le fond, on retrouve l'ancien terrain vaseux particulier aux prairies de Zostères. Les Myrianides n'ont parfois au-dessus d'elles que cinquante centimètres d'eau ; dans ces conditions elles doivent subir les variations de température des grèves, variations peu considérables, mais irrégulières et brusques ; c'est ainsi qu'en décembre et en janvier la température de l'eau peut s'élever jusqu'à 13° C. puis tomber brusquement à 4° C. En hiver, au Laboratoire, les Myrianides, ayant vécu en dépit de ces variations, n'ont pas supporté des températures supérieures à 20° C... Cependant, en été, elles résistaient, à l'ombre, à une température de 22° ; dans une eau exposée au soleil, elles éclatent. Ainsi à la température de 22° les Myrianides résistent, si elles se trouvent à l'ombre ; et soumises à la lumière vive, elles ne pourraient supporter des températures moindres. Très lucifuge d'ailleurs, la *Myrianida pinnigera* se réfugie dans les régions où la lumière est interceptée par les Laminaires ; elle s'y tient à la face inférieure de certaines pierres : ce sont celles qui ne reposent pas à plat sur le fond et qui ne portent sur cette face ni Eponges, ni Tuniciers associés ; la surface « adoptée » est à peu près nue, ou bien elle ne porte que des tubes de Néréides ou des nids de Gammarides, abris dans lesquels la Myrianide pénètre volon-

tiers. On la trouve souvent logée dans les fentes ou dans des angles de cassure profonds d'où il est difficile de l'extraire. Elle trouve sous ces pierres un ennemi, la *Leptoplana tremellaris*, Polyclade agile et vorace. Elle ne semble pouvoir vivre dans les milieux que trouble la vase, ni sur le sable qui blesse ses tissus délicats, mal protégés par une faible cuticule. Son corps mou adhère fortement au substratum et les courants, même violents, ne peuvent l'en détacher [1].

Incapable de mouvements natatoires, l'animal se déplace en rampant avec difficulté et lenteur ; son allure est plus lourde que celle de la *Syllis Krohni* dont elle se rapproche vaguement par sa forme générale, grâce à la présence de grands cirres dorsaux foliacés, appendices qui, contrairement à ce que l'on serait tenté de croire ne jouent aucun rôle actif dans la locomotion ; durant celle-ci, la Myrianide tient ses cirres aplatis dans des plans parallèles à celui sur lequel elle se meut. Quand l'animal est immobile, ses cirres sont redressés et appliqués sur la face dorsale [2] ou bien ils sont légèrement enroulés sur eux-mêmes, comme le sont souvent ceux de la *Syllis Krohni*. Il est possible que le mouvement des cils qui revêtent la rame sétigère et la base des cirres, assure une circulation d'eau dans le tunnel que forment les cirres rabattus et que l'activité de la respiration cutanée soit ainsi favorisée.

La nourriture consiste en petits débris organiques, Algues unicellulaires, etc. La trompe les prélève en les agglutinant au moyen d'une substance muqueuse sécrétée par deux glandes, dites salivaires. Ces glandes sont l'équivalent des grosses cellules glandulaires que j'ai observées dans le pharynx préhensile des Naïdimorphes.

Les Myrianides se rassemblent dans certaines régions et bien qu'elles ne s'y accumulent pas au point de former des groupes compacts comme ceux des Polychètes tubicoles ou des Oligochètes aquatiques, ce caractère est suffisamment marqué pour

[1] Il est donc difficile de recueillir intacte la Myrianide : la pierre qui porte l'animal étant sortie de l'eau, la couche liquide qui l'enveloppe devient de plus en plus mince et le corps adhère de moins en moins. Un filet d'eau violent dirigé sur l'Annélide suffit alors à l'entraîner dans le bocal d'eau de mer pure qui doit la recevoir.

[2] Cette attitude s'observe également chez les *Spio*, Polychètes qui s'enfouissent dans le sable.

guider le chercheur ; chaque agglomération occupe un champ de un à deux mètres : elle est évidemment composée d'individus nés sur place les uns des autres, et retenus aux mêmes points autant par la nature des conditions du milieu que par leur inaptitude à la vie errante.

En définitive, la *Myrianide pinnigera*, annélide *sédentaire*, mais *nu*, vit dans un milieu constamment baigné par l'eau de mer, à l'abri complet de la lumière, et sur un substratum exempt de vase et d'organismes encroûtants.

Cependant, il semble que ces diverses conditions, une fois réalisées, le milieu ne constitue pas encore l'habitat qui convient à la Myrianide : en dehors du ruisseau signalé plus haut où sont localisées les Myrianides de Roscoff, il existe deux dépressions qui convergent vers lui en se rapprochant de la grève, également remplies d'eau à marée basse ; ils constituent en apparence des milieux identiques à celui du ruisseau : même hauteur d'eau, même absence de vase, présence de Laminaires et de Fucus pouvant intercepter la lumière ; *il n'y existe cependant aucune Myrianide ;* par contre, d'autres Syllidiens qui partagent habituellement l'habitat des Myrianides mais qui sont plus agiles et capables de nager y sont tous représentés : *Odontosyllis gibba*, *Sphærosyllis hystrix*, *Amblyosyllis lineata*, etc. et on y retrouve même la *Syllis Krohni*.

L'expérience suivante, que j'ai tentée à plusieurs reprises, peut expliquer cette extrême localisation des Myrianides. Elle a été réalisée dans l'un des deux ruisseaux que je viens de mentionner, dont une zone était assez peu profonde pour que les Annélides placées sur le fond demeurent visibles ; j'y apportais des *Syllis Krohni* et des *Myrianida*. Tous les individus se *recourbèrent en arc* — les Myrianides avec la face ventrale dans la concavité, les Syllis avec la face dorsale —, et se laissèrent couler sur le fond. Ce fond, recouvert de gravier, avait été choisi à dessein : chacune des pierres était trop petite pour servir utilement d'abri contre la lumière et les grains de sable grossier constituaient un champ particulièrement défavorable à la locomotion ; les Syllis cependant y purent progresser ; les Myrianides, restèrent longtemps immobiles, puis elles esquissèrent, mais en vain, des mouvements de progression, suivis de

périodes d'immobilité prolongées. Dans un cristallisoir, elles se seraient « rétablies » et auraient gagné la région la moins éclairée. Jusqu'à la marée montante les Myrianides restèrent au même endroit. Les Myrianides ne peuvent donc progresser sur des fonds sableux ; elles ne peuvent en conséquence, se répandre dans une région que si elles trouvent à proximité d'elles des *pierres contiguës, recouvertes d'algues.*

L'ensemble des conditions que nous avons cherché à déterminer : obscurité, substratum lisse, absence de vase, nécessité d'une eau profonde, contiguité des pierres, etc., paraît suffisamment expliquer l'extrême localisation et la rareté des Myrialinides sur les côtes ; mais il n'est pas impossible que ces Annédes « abondent » suivant l'expression de Giard, dans certaines régions, celles où toutes ces conditions se trouveraient parfaitement réalisées sur une grande étendue.

2. Comportement des formes sexuées

Malaquin a caractérisé de la façon suivante le cycle reproductif de la Myrianide : la Myrianide se reproduit par *Schizogamie gemmipare ;* cela veut dire que des individus *sexués* sont produits en grand nombre, à la suite les uns des autres, par le bourgeonnement des individus *non sexués ;* ces derniers, seuls capables de bourgeonner, proviennent des œufs. Aux époques de la reproduction sexuelle de l'espèce, ils produisent, par bourgeonnement et par de nombreuses scissiparités, des formes sexuées femelles ou *Sacconereis*, mâles ou *Polybostrichus* ; on a appelé « souches » ces individus agames.

Chaque souche bourgeonne des zoïdes qui *sont tous de même sexe ;* en d'autres termes, les chaînes sont unisexuées. Les individus qui ne présentent pas trace de scissiparité et appelés « agames » ont donc en réalité un sexe déterminé ; il ne se révèle qu'au moment de l'épigamie.

La Myrianide ne diffère donc pas des Polychètes épigames qui ne bourgeonnent pas de formes sexuées, mais dont une série de segments est soit ovarienne, soit testiculaire. L'évidence de cette ressemblance est mise en relief par le fait que les zoïdes sexués de la Myrianide sont pourvus, au moment où ils se séparent des chaînes, d'un organe digestif sans pharynx ni cavité

buccale, représentant la portion de tube digestif qui les traversait ; on assiste d'ailleurs à la dégénérescence de cet organe non fonctionnel. Si ces êtres ne possédaient un lobe céphalique, un appareil locomoteur et un système nerveux complets, nous ne verrions en eux qu'une suite de testicules ou d'ovaires bourgeonnant sur un individu, et dans le cas où ces bourgeons resteraient fixés à l'animal-souche qui les produit, nous retrouverions le type ordinaire du Syllidien épigame, unisexué[1].

Il est admis que les formes sexuées des Syllidiens, modifiées par l'épigamie et spécialisées pour la reproduction, le sont aussi pour la vie pélagique, vie pour laquelle seraient nécessaires des yeux plus volumineux ou plus nombreux, des appendices tactiles supplémentaires et des organes natatoires, — en l'espèce, ce ne sont que des soies. — Aussi Mac-Intosh (1908) appelle-t-il femelles pélagiques et mâles pélagiques les *Sacconereis* et les *Polybostrichus;* cette croyance à la vie pélagique des Syllidiens sexués repose sur des observations qui ont paru dignes de foi, bien qu'elles n'aient jamais été confirmées. Mac-Intosh cite notamment celles de Crossland et d'Andrews : Crossland à Mersa Harbour aurait vu de petites Hétérosyllides appartenant au genre *Autolytus* évoluer à la surface de l'eau à la manière des Hétéronéréides et expulser rapidement leurs produits génitaux. De son côté, Andrews aurait remarqué des *Autolytus prolifer* « adultes » nageant, au soir, à la surface de la mer.

Non seulement les modifications épigamiques sont considérées comme une adaptation des formes à la vie pélagique, mais on y voit encore une sorte de perfectionnement au point de

(1) Les *Eusyllidés* et les *Exogonés* sont directement épigames : les segments qui correspondent à l'Intestin chlorogogène subissent la transformation épigamique : apparition d'éléments génitaux dans la cavité générale, transformation des néphridies en organes vecteurs de ces éléments, addition de soies natatoires au système sétigère. On observe parfois chez ces Syllidiens une tendance au bourgeonnement de formes sexuées. Elle a été constatée avec certitude par Malaquin chez l'*Exogone gemmifera*.

Cette tendance s'affirme chez les *Syllidés*; les zoïdes produits sont souvent acéphales ; dans ce cas, il y a simplement bourgeonnement de segments génitaux, qui se détachent. Lorsque les zoïdes ont un lobe céphalique il est moins complet que celui des zoïdes sexués des Autolytés, mais il porte toujours des yeux. Il n'existe pas de dimorphisme sexuel.

Chez tous les *Autolytés*, il y a formation par bourgeonnement de zoïdes sexués à dimorphisme sexuel accusé : les femelles sont des Sacconereis et les mâles des Polybostrichus.

vue reproductif, favorisant l'accroissement numérique de l'espèce et sa dissémination. MALAQUIN admet que l'addition, au système sétigère normal, de soies natatoires, chez les *Sacconereis* et les *Polybostrichus* est destinée à faciliter la recherche et la rencontre des sexes et qu'elle assure par suite la fécondation des œufs

En second lieu, la forme femelle, grâce à son appareil locomoteur « disposé pour la natation » serait capable de parcourir de grands espaces : ainsi se réaliserait la dissémination de l'espèce.

Enfin les soies natatoires favoriseraient la conservation de l'espèce en permettant à la *Sacconereis*, porteur du sac ovigère, de fuir les dangers.

L'observation montre que ni la croyance à la vie pélagique des formes sexuées, ni la théorie de MALAQUIN ne peuvent être soutenues en ce qui concerne les Myrianides.

Les *chaînes sexuées* ont exactement le comportement des Myrianides agames [1] ; chez elles comme chez les Naïdimorphes, le développement des éléments génitaux n'apporte à cet égard aucune modification ; même la présence de soies natatoires bien développées chez les zoïdes terminaux des chaînes de Myrianides ne transforme pas leur mode de locomotion.

Les *Sacconereis*, bien qu'on leur ait réservé le nom de « femelles pélagiques », n'ont jamais été signalées dans les pêches pélagiques. Celles que MONTAGU, VIGUIER, DE SAINT-JOSEPH et MALAQUIN [2] ont trouvées proviennent de *dragages de fond*. Toutes celles que j'ai examinées (54 ex.) ont été recueillies dans des endroits où je trouvais à la fois les Myrianides agames et leurs chaînes sexuées : comme ces dernières elles se tenaient sur *la face inférieure des pierres, à l'abri de la lumière* [3]. Les différents états

[1] Le nom de Myrianides agames désignant les formes qui ne bourgeonnent pas encore et dont on ne connaît par conséquent pas le sexe.

[2] « Bien que ces animaux aient un appareil locomoteur disposé pour la natation, dit MALAQUIN, il n'est pas permis pour cela d'en conclure qu'ils ont une vie purement pélagique. Bien des fois j'ai récolté des formes sexuées à maturité dans les dragages, ou à la côte dans les recherches à marée basse, et en bien plus grand nombre que dans les pêches pélagiques ». *Recherches sur les Syllidiens* (1893).

[3] Une fois, dans le grand Herbier de Penpoull (près Saint-Pol-de-Léon) j'ai trouvé cette forme sur un tube de Spirographe, au milieu de zostères. La Sacconereis se trouvait dans l'eau et à l'obscurité.

de développement présentés par les œufs montraient qu'il ne s'agissait pas exclusivement ou de Sacconereis âgées, épuisées, ou de Sacconereis récemment détachées des chaînes femelles ; on observait tous les stades, depuis celui de la première segmentation de l'œuf jusqu'à celui où les petits embryons sont déjà pourvus d'un appareil digestif et d'un système locomoteur. Nous savions que les femelles de Myrianide, se comportant comme des portions d'individus, vivent sans se nourrir pendant toute la durée de la vie embryonnaire de leur progéniture ; il est surprenant que ces animaux, qu'une nécessité de nourriture ne retient pas sur le fond marin et dont l'organisation répondrait, suivant les auteurs, à celle que réclame la vie pélagique mènent une vie sédentaire comme les formes agames dont elles dérivent !

On ne possède aucun renseignement de ce genre sur le *Polybostrichus*. Malaquin est le seul qui ait trouvé cette forme libre, mais il n'a donné sur le *Polybostrichus* qu'il a décrit aucune indication d'origine. Jamais, au cours des recherches sur les côtes où je récoltais en abondance les chaînes des deux sexes et les Sacconereis libres, je n'ai trouvé de *Polybostrichus*. Tous les mâles libres que j'ai observés et sur lesquels ont porté les expériences que je rapporte plus loin, sont les zoïdes les plus âgés des chaînes mâles, qui en ont été arrachés soit en recueillant celles-ci, soit au cours du transport de la côte au Laboratoire : les zoïdes mâles, lorsqu'ils approchent de la maturité sexuelle se séparent en effet avec la plus grande facilité.

Nous savons par Malaquin que toutes ses Myrianides provenaient de dragages ; il y a donc lieu de croire que le *Polybostrichus* libre observé par cet auteur, se trouvait parmi elles et qu'il était, sans aucun doute, le zoïde le plus âgé de l'unique chaîne mâle relevée par la drague.

On pourrait cependant déduire de l'absence des formes mâles dans les récoltes faites à la côte que le *Polybostrichus* de la Myrianide a les mœurs pélagiques que lui prêtent les auteurs. Dès lors les soies natatoires des femelles, quoique également développées, auraient chez elles une inutilité singulière, et cependant la vivacité des mouvements de la *Sacconereis* est telle qu'elle a frappé Malaquin bien plus que celle du *Polybo-*

strichus observé, puisqu'il la signale seulement chez elle : « Les mouvements de la Sacconereis sont d'une rapidité très grande et sont dus aux battements des soies natatoires. Lorque l'animal était en repos, il se tenait toujours sur le fond de la cuvette où il se repliait en arc, comme pour protéger les œufs. Au plus léger choc, au moindre mouvement, la Sacconereis s'élançait aussitôt à la surface comme pour fuir un danger ».

Les *Polybostrichus*, devenus libres au Laboratoire, et dont nous avons suivi l'évolution, ont montré un comportement qui ne diffère nullement de celui des *Sacconereis* ; les deux formes nagent avec la même vitesse et réagissent aux mêmes excitations avec une intensité égale. En outre les *Polybostrichus* ne se récoltent pas davantage dans les pêches pélagiques.

En définitive, puisque *Sacconereis*, chaînes à *Sacconereis* et chaînes à *Polybostrichus* partagent le même habitat et se comportent toutes comme des Annélides sédentaires, il est permis de croire que les *Polybostrichus*, ne mènent, pas plus que les *Sacconereis*, une vie pélagique ; tout au moins, dans l'intérêt de la fécondation, doivent-ils évoluer dans le voisinage des femelles. *Si nous ne les y trouvons pas, c'est que leur existence ne se prolonge guère au delà de la scissiparité :* nous savons, en effet, par l'observation du phénomène de la ponte chez la femelle, que l'expulsion des éléments génitaux mûrs succède à celui de la scissiparité [1] et il est plus que probable que le mâle meurt après l'émission de ces éléments ; c'est ainsi qu'il échappe à nos recherches.

En outre, l'ordre de succession de la scissiparité et de l'expulsion des produits sexuels, montre, non seulement que le *Polybostrichus* doit partager la vie sédentaire des *Sacconereis* et des formes bourgeonnantes, mais que l'expulsion des spermatozoïdes n'est pas déterminée, — comme on l'a cru, — par la rencontre des sexes ; selon toutes probabilités, elle s'accomplit alors que le *Polybostrichus*, récemment séparé de la chaîne mâle, se trouve encore sur le substratum qui porte cette chaîne. Si une ou plusieurs Sacconereis, en train de pondre, se trouvent à ce moment sur ce substrat, leurs œufs sont fécondés ;

[1] Voir note. *Bull. Biol.* 1917. L. Dehorne. Formation du sac ovigère et Fécondation des œufs chez la *Myrianida pinnigera*.

cela permet d'expliquer les cas si fréquents de *Sacconereis* dont les œufs ne se segmentent pas : ces animaux se sont séparés de chaînes femelles isolées et trop éloignées de chaînes mâles à zoïdes mûrs, pour que l'eau qui les baigne fût chargée de spermatozoïdes de Myrianide. La rencontre des sexes ne paraît dépendre d'aucune attraction spéciale.

3. Rôle des soies natatoires.

Les soies natatoires ne joueraient-elles donc aucun rôle dans la fécondation, en facilitant la recherche et la rencontre des sexes ? Rien d'ailleurs ne prouve que la *natation* mieux que la *reptation* rapproche deux sexes, dont l'activité locomotrice est égale, ce dont on néglige toujours de tenir compte.

Toutefois nous devons remarquer que le développement des soies natatoires, chez la Myrianide et chez de nombreux Syllidiens, est étroitement lié à l'accroissement des éléments génitaux : elles apparaissent toujours avec ces derniers éléments et bien après que sont apparues les soies qui arment normalement les rames sétigères ; elles sont donc de véritables *soies génitales*. Elles sont complètement développées lorsque survient la maturité sexuelle, mais demeurent immobiles chez le zoïde mûr, encore solidaire de la chaîne ; le déplacement de la chaîne entière résulte du seul mouvement de reptation produit par les rames des zoïdes autant que par celles de la souche ; le centre nerveux qui commande les mouvements de la chaîne, celui de la souche, n'impose que les mouvements dont la souche est capable. Les soies natatoires du zoïde fonctionnent seulement lorsque la scissiparité est un fait accompli, et en même temps, l'animal libéré est capable de *ces contractions du corps auxquelles est principalement due la natation*.

Les premiers mouvements des soies natatoires se trouvent ainsi coïncider avec l'expulsion des produits sexuels mûrs : les organes segmentaires perdent donc leur volume considérable précisément au moment, où, selon Pruvot (1906), ils sont les précieux auxiliaires de la locomotion [1]. Or, la

[1] « L'organe segmentaire joue avant tout un rôle mécanique comme adjuvant de la locomotion, qui est particulièrement active chez les Stolons mâles. Il se

Sacconereis dont l'organe segmentaire a perdu cette remarquable activité glandulaire à laquelle il devait son volume, n'a cependant pas une activité locomotrice moindre... Supposer que les soies natatoires favorisent par leur jeu l'expulsion des éléments sexuels eût été plus en rapport avec les faits, mais non moins erroné : si l'on provoque la séparation d'un zoïde mâle ou femelle voisin de la maturité, on constate en effet que les soies natatoires, suffisamment développées, peuvent intervenir dans la natation : le zoïde libéré, non mûr, se met à nager.

Ainsi donc, le développement d'organes supplémentaires chez les formes sexuées des Myrianides ne constitue pas un critère suffisant pour établir que ces formes mènent une vie pélagique.

En outre, la vie sédentaire des femelles mûres et les conditions dans lesquelles l'expulsion des éléments sexuels et la fécondation des œufs se réalisent nous obligent de contester formellement l'utilité des soies natatoires dans la fécondation, comme favorisant la recherche et la rencontre des sexes.

Les soies natatoires permettent-elles à la Sacconereis de se soustraire à ses ennemis et de sauvegarder l'espèce ?

Malaquin a signalé la sensibilité de la Sacconereis qui, « au repos, se tient immobile sur le fond de la cuvette », et qui « au plus léger choc, au moindre mouvement », s'élance à la surface comme pour fuir un danger. Les formes sexuées de Myrianide, la Sacconereis en particulier, se montrent en effet très sensibles à toutes les modifications du milieu.

Mais en admettant qu'un choc ou l'agitation de l'eau puissent être le signal d'un danger, ni l'un, ni l'autre, ne signalent à la Myrianide le plus grave qu'elle puisse courir : son principal ennemi, la *Leptoplana tremellaris*, Polyclade commun, au corps très aplati, circule rapidement sans modifier, semble-t-il, l'équilibre de l'eau ; la Sacconereis, qui ne paraît pas sensible à son contact, ne bouge pas et se laisse envelopper par lui et dévorer.

transforme en une masse volumineuse, résistante et élastique, qui donne au corps une certaine rigidité, et qui fournit un point d'appui aux muscles locomoteurs ainsi qu'à l'appareil setigère. »

Le fait se produit fréquemment ; ici encore on n'entrevoit pas l'utilité des soies natatoires.

Admettra-t-on davantage qu'elles aident à la dissémination de l'espèce ?

Imaginons que la natation constitue un mode de dispersion supérieur à la natation et supposons que le rôle des soies natatoires est de répandre l'espèce. La conservation de l'espèce est-elle en même temps assurée ?

D'après Malaquin, les larves déposées sur les pierres riches en colonies de Bryozoaires et d'Hydraires peuvent immédiatement se nourrir. Mais comment les larves se trouvent-elles portées sur ce terrain d'élection ? Ce n'est certainement pas la Sacconereis qui va les y déposer au moment de leur éclosion ; cela supposerait de sa part un choix et en même temps un surprenant souci maternel, non vérifiés au cours de l'expérimentation.

Observons une *Sacconereis* dont les embryons, déjà très développés, seraient capables de vivre libres, mais qui cependant se trouvent encore à l'intérieur du sac incubateur maternel. Lorsque leurs premiers bourgeons parapodiaux s'individualisent, les petites larves, déjà pourvues d'un système musculaire pariétal, remuent activement et, dès ce moment, la *Sacconereis* manifeste un certain affaiblissement ; cette sénescence se traduit par des réponses plus courtes aux excitations diverses, par des périodes de plus en plus limitées des mouvements locomoteurs ; enfin l'animal repose généralement sur le côté ou sur le dos, *replié en arc* ; — c'est l'attitude observée par Malaquin. — Lorsque les embryons sont parvenus à leur complet développement larvaire, la *Sacconereis* agonise déjà depuis longtemps ; mais les embryons ne sortent du sac ovigère qu'après sa mort ; or, la *Sacconereis* a échoué sur n'importe quel fond, favorable ou non à la nutrition des jeunes Myrianides. Ainsi, la survie de l'espèce n'est pas assurée. D'ailleurs la Sacconereis qui pourrait se déplacer par la natation utilise peu ce dernier moyen et abandonne ses embryons sur place.

D'une manière générale, du reste, remarquons que la natation n'exige pas nécessairement l'existence de soies natatoires. Les *Amblyosyllis*, les *Sphærosyllis*, les *Odontosyllis*, les *Exogone*, nagent très bien sans le secours de ces soies et grâce aux seuls

mouvements ondulatoires du corps. Je cite à dessein ces Syllidiens parce qu'ils partagent le même milieu que les Myrianides ; en outre, aux époques de la reproduction sexuée, ces animaux qui deviennent directement épigames [1] se trouvent aussi pourvus de soies natatoires, et celles-ci, comme chez les formes sexuées bourgeonnées, sont limitées aux segments génitaux. Dans ce cas particulier, le développement de soies natatoires ne constitue pas un avantage, au point de vue locomoteur, puisque la natation ne se trouve ni facilitée, ni accélérée.

Et si ces soies, en définitive, jouent véritablement un rôle dans la natation, il paraît surajouté et superflu chez ces Annélides nageurs. D'ailleurs il faut bien se garder de croire que la natation devient le mode exclusif de locomotion chez les Sacconereis et chez les Polybostrichus ; la reptation est un mode locomoteur très utilisé par ces petits animaux.

4. Données expérimentales

Il paraît donc nécessaire de connaître les conditions particulières dans lesquelles l'un ou l'autre mode est utilisé.

Pour cela j'ai fait une série d'expériences sur des Syllidiens répartis de la façon suivante :

1° Myrianides agames et chaînes sexuées.
2° Sacconereis et Polybostrichus [2].
3° Sacconereis seules.
4° Les formes agames et épigames réunies.

Les cuvettes contenaient en outre des Syllidiens « témoins » appartenant aux genres mentionnés dans les pages précédentes et qui tous, sont aussi lucifuges que la Myrianide. De plus tous, sauf la *Syllis Krohni* — qui a exclusivement la locomotion des Myrianides agames — sont capables de nager.

[1] Malaquin avait réservé le nom d'annélides épigames à ceux qui deviennent directement sexués ; ceux qui bourgeonnaient des formes sexuées se reproduisaient alors par Schizogamie. Nous estimons suffisante la distinction : annélides directement épigames et annélides épigames bourgeonnées.

[2] Les *Polybostrichus* provenaient, comme on le sait, des chaînes recueillies ; mais ils étaient très voisins de la maturité et les soies natatoires étaient suffisamment développées pour intervenir dans la natation.

Ces animaux ont été soumis principalement :

1° A l'influence de la lumière.

2° A des excitations tactiles.

3° A l'agitation de l'eau.

Les résultats de ces expériences confirment les observations que j'avais pu faire en recueillant ces animaux :

A. — *Excitations lumineuses*

1° A l'ombre complète, due à l'interposition d'un écran noir, ou dans l'obscurité de la nuit, les Myrianides agames, les chaînes sexuées et les *Odontosyllis* rampent lentement sur les parois du cristallisoir ; ou bien elles se tiennent immobiles à la surface de l'eau, le ventre en haut : elles ont ainsi l'attitude naturelle. Les *Amblyosyllis* et les *Syllis Krohni* ne prennent jamais cette attitude ; peut-être les parois trop lisses et trop roides des cuvettes s'opposent-elles à ce qu'elles gagnent la surface de l'eau. Les petites *Sphærosyllis* se tiennent toujours sur le fond et ne gagnent la surface de l'eau que lorsque le milieu devient défavorable.

2° L'écran étant déplacé de façon qu'un côté de la cuvette reste à l'ombre, les animaux font quelques mouvements indécis, déplaçant l'extrémité antérieure du corps à droite, à gauche, ou marquent de tout le corps un recul ; les *Amblyosyllis* et les *Odontosyllis* se mettent à nager, mais cette réaction est très limitée ; elle a pour effet de porter les animaux *vers la surface de l'eau*, d'où ils se laissent soudain tomber sur le fond et ils progressent alors comme les autres : les mouvements locomoteurs de tous indiquent une direction générale vers l'ombre. Au bout d'un certain temps, on les voit tous réunis dans la région obscure.

3° Enfin, retrait total de l'écran : les cuvettes sont complètement éclairées par une lumière intense ; on constate que les Annélides, lucifuges, progressent sans vivacité sur le pourtour de la cuvette, mais à la limite de l'eau. Aucun mouvement natatoire chez ceux qui peuvent nager. Replaçons l'écran de façon que chaque cuvette soit entièrement à l'ombre ; aussitôt mouvements très vifs chez tous les animaux et mouvements natatoires chez ceux qui en sont capables. A ces mouvements

succède le calme qu'on observe toujours quand ils se trouvent depuis longtemps à l'ombre.

Il semble donc que le déterminisme des mouvements locomoteurs vifs et des mouvements natatoires réside dans l'opposition de l'ombre et de la lumière vive. Mais ces mouvements ne peuvent être provoqués que chez les Annélides d'abord soumis à l'action de la lumière. Par conséquent ils se produisent rarement chez les Syllidiens laissés dans leur milieu naturel. Comme on ne les observe pas chez les animaux plongés dans une eau complètement éclairée il semble qu'il s'agisse d'une attraction exercée par l'ombre. Mais il n'en est rien : ces mouvements locomoteurs ont les caractères des réactions fortes qui répondent à une excitation intense, ils sont désordonnés et n'ont pas d'effet utile : il s'agit si peu de l'attraction de l'ombre dans ce cas que, souvent, grâce à ces mouvements, les Annélides lucifuges se trouvent rapprochés de la source lumineuse. Ces mouvements natatoires correspondent aux mouvements vagues, sans direction affirmée que l'on observe au début des expériences de la deuxième série, chez les Annélides incapables de nager.

Les *Sacconereis* et les *Polybostrichus* ont, vis-à-vis des excitations lumineuses, des réactions analogues à celles des *Amblyosyllis*, des *Odontosyllis* et des *Sphærosyllis*. Dans une cuvette située à l'ombre et remplie d'une eau de mer pure et tranquille, ces formes sexuées se tiennent généralement immobiles, ou parfois progressant comme les formes agames. Une partie du récipient vient-elle à être éclairée, elles nagent en s'élevant vers la surface de l'eau, *mais en se dirigeant toujours vers la région la plus vivement éclairée*. Après avoir plus ou moins longuement heurté la paroi qui s'oppose à leur progression, elles tombent sur le fond. Si ce fond est éclairé, l'excitation lumineuse provoque à nouveau une migration vers la surface. Bien que ces réactions soient de plus longue durée que chez les *Amblyosyllis* et chez les *Odontosyllis*, elles sont limitées aussi et se terminent rapidement par la chute de l'animal sur le fond. Ces réactions sont mesurables d'ailleurs et permettraient de faire connaître le pouvoir natatoire de ces Annélides. L'observation suivante peut en donner une idée : la forme sexuée de Myrianide quittant le côté obscur d'une cuvette pour gagner la région

la plus éclairée s'élève d'abord à la surface de l'eau, à une hauteur de 5 centimètres, et parcourt rapidement les 20 centimètres qui la séparent de la paroi opposée ; le temps moyen qu'elle emploie ensuite à s'agiter contre cette paroi montre qu'elle pourrait encore parcourir 50 centimètres en nageant ; il semble donc que l'animal continuerait son mouvement ascensionnel dans l'eau si la hauteur de celle-ci le permettait. Cependant à marée haute, une forme sexuée ne pourrait gagner la surface de l'eau qui se trouve éloignée du fond de 6 à 10 mètres. Aussi les pêches pélagiques ne peuvent-elles en contenir. Ces résultats expérimentaux concordent avec les faits d'observation, il est donc erroné d'appeler femelles et mâles pélagiques les formes sexuées de la Myrianide.

B. — *Excitations tactiles et agitation du milieu*

Les effets de ces diverses excitations sont demême nature. Lorsqu'elles sont exercées sur la partie antérieure du corps, elles font reculer l'animal, même s'il étaitentrain de quitter une région vivement éclairée pour gagner une région sombre. Ressenties par la partie postérieure du corps, elles ont pour effet de le faire avancer plus vite même si la direction prise doit porter l'animal lucifuge vers une source lumineuse vive, qu'il fuierait en l'absence de ces excitations. Lorsque les excitations tactiles augmentent en violence, les formes capables de nager réagissent par des mouvements natatoires. Ces mouvements se produisent également dans un milieu très *violemment agité*, même si celui-ci se trouve placé dans l'obscurité. Lorsqu'on agite modérément l'eau d'un cristallisoir situé à l'ombre, on ne note aucun mouvement natatoire chez les Annélides ; sauf chez les *Sacconereis* et les *Polybostrichus*. Mais cependant ces Annélides s'éloignent du centre de l'agitation en rampant ; ils progressent donc dans le sens des ondes.

Durant l'effet d'une agitation moyenne du milieu, qui ne provoquait à l'ombre aucune réaction locomotrice forte, soumettons la collection à l'action de la lumière vive et de façon que la source lumineuse soit opposée au centre de l'agitation ; tous les animaux font demi-tour.

Agitons l'eau d'une cuvette contenant ces annélides et dirigeons simultanément sur elle un rayon de lumière ; la locomotion devient remarquablement vive chez tous, avec mouvements natatoires chez les formes sexuées de Myrianide, les *Amblyosillis*, les *Odontosyllis* et les *Sphærosyllis*. Cette locomotion est dirigée, sauf chez les Myrianides sexuées, dans un sens qui est opposé à celui de la lumière et qui peut être dirigé vers le centre de l'agitation.

La réaction à la lumière est donc chez ces Annélides plus forte que celle qui répond à l'agitation du milieu. Mais nous voyons que pour produire des mouvements locomoteurs vifs, il faut l'intervention de deux facteurs qui sont ici : agitation du milieu + action de la lumière. Précédemment, nous avions vu ces mouvements vifs se produire sous l'action simultanée des deux facteurs : ombre + lumière. On voit que le facteur lumière intervient constamment.

Chez les formes sexuées de la Myrianide une seule des trois excitations envisagées : lumineuse, tactile, agitation du milieu, suffit à provoquer les mouvements natatoires.

Quelle que soit la direction de ces excitations, les *mouvements natatoires* qui y répondent ont toujours pour effet de porter l'annélide sexuée à une hauteur qui varie suivant l'espèce et cette réaction est toujours suivie de la chute de l'animal sur le fond ; ils ne peuvent par conséquent indiquer ni une répulsion ni une attraction.

Chez les Naïdimorphes, Oligochètes aquatiques bourgeonnants, qui se cultivent facilement au Laboratoire et qui se prêtent mieux aux études expérimentales prolongées, on voit aussi les individus soumis aux excitations lumineuses *s'élever en nageant*, puis tomber sur le fond. Quand les mêmes formes, non soumises à ces excitations, s'élèvent vers la surface de l'eau sans nager, mais en rampant sur les parois de l'aquarium il s'agit uniquement de la recherche de l'oxygène.

Le mouvement locomoteur ascensionnel est aussi bien connu chez les Insectes. Un Insecte soumis à une excitation lumineuse, ou tactile (agitation du milieu comprise), s'envole toujours en s'élevant. Il s'agit vraisemblablement d'un géotropisme. Le mouvement ascensionnel des Myrianides sexuées répon-

drait à ce géotropisme. Rappelons cependant que dans un milieu limité : une cuvette remplie d'eau de mer, c'est nettement vers la région la plus éclairée de la cuvette que se dirigent les *Sacconereis* et les *Polybostrichus*. Nous avons essayé sur des Insectes une expérience qui répond à cette observation : Nous enfermions des Mouches dans une grande boîte allongée ; à chaque extrémité de cette boîte on pratiquait un orifice et on disposait celle-ci de façon qu'un orifice se trouvât dans l'ombre et l'autre dans la pleine lumière. Les insectes étaient tous attirés par cette dernière, car tous sortaient par l'orifice éclairé.

Ainsi le mouvement ascensionnel de ces différents animaux semble obéir autant à une attraction exercée par la lumière qu'à un géotropisme négatif. Mais nous savons aussi que ce phénomène est une réponse à une excitation soit lumineuse, soit tactile.

En l'absence de ces excitations, les formes des Myrianides sexuées ont le comportement des Myrianides agames et vivent habituellement à l'ombre. La différence dans le comgortement vis-à-vis de la lumière tient-elle à l'état de sexualité? Les données fournies par l'étude d'autres Annélides sexuées nous permettront sans doute de le déterminer.

Etienne RABAUD

ETHOLOGIE ET COMPORTEMENT DE DIVERSES LARVES ENDOPHYTES

(OBSERVATIONS ET EXPÉRIENCES) [1]

III

PONTANIA PROXIMA Lepel.

dans les galles des feuilles de Saules

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS. — Galles et larves endophytes.

1. FAITS CONNUS ET QUESTIONS A RÉSOUDRE. — Aspect de la cécidie et morphologie sommaire de la larve ; son cycle évolutif. Opinions diverses sur son comportement. Orifice de la galle, sa perforation précoce et sa situation constante.

2. LA LARVE EN FONCTION DE LA GALLE. — Mode de développement de la galle, sa structure. La larve dévore d'abord les tissus mous. Perforation corrélative d'un orifice, toujours au même point. Comportement subséquent de la larve ; percement possible de deux orifices ; absence d'orifice ; les exceptions tiennent aux variations de structure de la galle.

3. SIGNIFICATION BIOLOGIQUE DE L'ORIFICE. — La larve obéit-elle à la loi du moindre effort ? La sélection ne peut intervenir. Hypothèse du besoin d'aération. Hypothèse du déblaiement nécessaire. Hypothèse de l'instinct prophétique. La larve peut, à tout instant, perforer la paroi. Inutilité de l'aération ; expériences d'obturation. Inutilité du déblaiement ; mécanisme du rejet des excréments. L'orifice ne procure que des inconvénients. Comparaison de *Pontania proxima* et d'*Olethreutes oblongana*.

4. CONCLUSIONS. — Avantage et non-nocivité.

[1] Voir *Bul. Sci.*, t. XLVI, 1912, p. 1 à 28 et t. XLVIII, 1914, p. 81 à 159.

Avant-propos

Au moment où j'entreprenais cette série de recherches sur les larves endophytes, je pensais que les gallicoles formaient une catégorie tout à fait à part et se trouvaient en dehors de mon cadre. Cette opinion résultait de la lecture de divers travaux relatifs aux cécidies ou à leurs producteurs. La plupart des auteurs, sinon tous, se plaçant au point de vue botanique ou au point de vue zoologique, ne se préoccupent pas du point de vue biologique. Par suite, ils traitent presque exclusivement de morphologie pure. Les zoologistes examinent l'animal cécidogène et signalent à peine la galle, tandis que les botanistes décrivent avec soin la production végétale et mentionnent simplement le parasite. Tout se passe, dans les descriptions diverses, comme si la galle formait un milieu homogène exerçant sur le gallicole une action comparable de toutes parts ; l'animal se bornerait, en conséquence, à dévorer les tissus végétaux qui se trouvent à sa portée et son comportement ne présenterait aucune particularité notable. Tout l'intérêt se concentrerait sur la genèse de la cécidie, problème biologique de la plus haute importance, mais incontestablement en dehors de l'étude proprement dite des larves endophytes.

Les observations que j'ai été conduit à faire sur des galles variées ont modifié l'opinion que j'exprimais en 1912. J'ai acquis la preuve que si les galles réalisaient quelquefois un milieu homogène, elles ne le réalisaient certainement pas toujours. L'origine, la situation, le mode de croissance des tissus de nouvelle formation créent souvent autour des cécidozoaires des milieux différents, qui exercent respectivement leur influence propre sur l'animal ; et celui-ci se comporte, à chaque instant, en fonction de cette influence. Dès lors, l'interaction de l'organisme et de son milieu avec toutes ses conséquences ressort d'une manière particulièrement nette ; par suite, reparaissent les problèmes généraux dont l'endophytisme facilite l'étude. *Pontania proxima* Lepel. (1), Hyménoptère tenthrédinien, dans les galles des feuilles de Saules, est un cas de ce genre.

(1) *Pontania proxima* Lepel. = *Nematus gallicola* Steph, *N. vallisnierii* Hartig. *N. herbaceæ* Cameron, *N. capreæ* Rudow.

1. Faits connus et questions à résoudre

Il semblerait, cependant, au premier abord, que cet Insecte et sa galle n'aient rien à nous apprendre. Extrêmement répandus sur la plupart des Saules [1] et dans des régions très diverses, ils ont attiré l'attention de plusieurs naturalistes, les uns s'intéressant à la galle et les autres à l'Insecte.

Tous s'accordant à décrire la galle comme une excroissance de forme allongée, occupant le limbe des feuilles à l'exclusion de la nervure médiane ; la même feuille en porte souvent plusieurs, 6, 8 et même davantage, disposées en file les unes derrière les autres ou formant deux files parallèles de part et d'autres de la nervure médiane. De l'une à l'autre, les dimensions varient peu : 5 millimètres en largeur, 8 à 10 millimètres en longueur. L'excroissance fait saillie des deux côtés du limbe, mais elle se développe plus aux dépens de la face inférieure que de la face supérieure. Sa surface est généralement lisse, parfois rugueuse et tourmentée. Sa couleur varie du vert au rouge ; quelle qu'elle soit, elle fait presque toujours tache sur le fond vert de la feuille et s'aperçoit à distance. De cette description, résultat de constatations banales, il convient de retenir un seul point : la prolifération de la face inférieure l'emporte sur celle de la face supérieure.

Au sujet de la larve, il y a peu de choses à dire. C'est une larve de Tenthrédine, verte en raison de la chlorophylle qu'elle absorbe, avec la tête brune, possédant 7 paires de fausses pattes. Elle commence à se développer dans le début de juillet et termine sa croissance vers la fin d'octobre, elle file un cocon, soit dans sa galle, soit en terre. La vie nymphale dure un temps variable suivant les individus. Des galles récoltées par Loiselle [2] le même jour donnent 9 imagos du 4 au 24 novembre, puis 2 autres le 6 et 7 juin suivant. Il s'agit donc

[1] Houard (*Les Zoocécidies des Plantes d'Europe*, p. 148) indique les espèces suivantes : *Salix alba, amygdalina, arbuscula, aurita, babylonica, caprea, cinerea, cuspidata, daphnoides, ferruginea, fragilis, decipiens, grandifolia, helvetica, herbacea, incana, lapponum, myrsinites, pentandra, purpurea, rosmarinifolia, reticulata, rutusa, silesiaca, triandra, undulata, viminalis, viridis, vitellina.*

[2] A. Loiselle. Notes sur la biologie de quelques *Chalastogastra. Feuille des jeunes naturalistes*, t 38, p. 9.

d'éclosions espacées et non de deux générations successives, comme on a pu le supposer. Selon toute vraisemblance, les individus éclos en automne passent l'hiver et pondent au mois de juin, en même temps que les individus de même génération qui viennent seulement d'éclore.

La vie des larves a fait l'objet de quelques observations. Réaumur (1) en parle longuement ; il note qu'à un moment donné la larve pratique un orifice dans la paroi de la galle et communique ainsi directement avec l'extérieur ; elle le ferait aux approches de la maturité. Sur cet orifice, centre même de la question, Réaumur ne s'étend pas davantage et les auteurs qui l'ont suivi, à plus d'un siècle de distance, n'ajoutent presque rien à cette indication sommaire. L'un, comme S.-C. Snellen van Vollenhoven (2), qui étudie *Pontania vesicator* Brem (= *Nematus lugdunensis* Vall), représente une galle assez semblable à celle du *P. proxima*, mais il lui accorde à peine une mention et s'attache surtout à la larve, sans relever aucune particularité importante. Un autre, F. Heim, consacre à *Pontania proxima* une longue étude qui repose sur une confusion complète : ayant vu, sur les mêmes feuilles, des galles de *P. proxima* et des larves de *Nematus* (*Pteronus*) *salicis* Jur., il attribue les premières aux secondes. Tout le reste s'en suit : la larve quitterait la galle 2 ou 3 jours après avoir pratiqué un orifice et vivrait désormais au dehors, mangeant le limbe des feuilles. La rareté des stomates dans l'épiderme de la galle rendrait la pénétration de l'air difficile, de sorte que le besoin d'oxygène déterminerait le percement du pertuis et la sortie. En réalité, *Pteronus salicis* ne produit jamais de galle ; elle vit librement, à découvert, sur les Saules (3) dont elle mange les feuilles, et *Pontania proxima* a une manière de vivre toute autre. — Loiselle remarque que « certaines galles sont percées d'un trou, bien que la larve existe à l'intérieur » et il pense qu' « elle sort la nuit pour ronger les bords de la feuille » (4).

(1) Réaumur. *Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes*, t. III, Mém. XII, Galles des feuilles de Saule et Galles des feuilles d'Osier, p. 435 439, 1737.

(2) S.-C. Snellen van Vollenhoven. De Indlandsche bladwespen in hare gedaantewisseling en levenswijze beschreven. *Tiddschrift voor entomologie*, 1871.

(3) F. Heim. Observations sur les galles produites sur *Salix babylonica* par *Nematus Salicis*, suivies de quelques réflexions sur l'importance des phénomènes de Cécidogenèse pour la Biologie générale. *Ann. Soc. ent. Fr.*, 1893, p. 347.

(4) *Op. cit.*

Quant à Beyerinck, cité par Heim, il admet que la larve est entraînée à ouvrir la galle par la nécessité de rejeter au dehors ses déjections.

Ce ne sont, en somme, que des indications superficielles et partiellement inexactes. La caractéristique essentielle de cette galle si commune et de son habitant échappe entièrement à tous les observateurs. L'essentiel, en effet, ne réside pas tant dans l'existence d'un pertuis que dans la situation de ce pertuis et le moment où il est pratiqué : *il se trouve toujours, à de très rares exceptions près, à l'extrémité distale de la galle et s'ouvre sur la face inférieure de feuille.* Loin d'être percé très peu de jours avant la maturité de la larve, il l'est d'une manière assez précoce.

Cette situation constante de l'orifice retient avant tout l'attention ; elle évoque aussitôt un déterminisme précis, certainement indépendant d'une nécessité d'aération ou de nettoyage. Il importe, *a priori*, fort peu qu'un orifice occupe un point de la paroi plutôt qu'un autre, s'il n'a d'autre raison que de laisser entrer de l'air, de faire sortir des excréments ou donner issue à l'animal lui-même. On comprendrait très bien, au contraire, que la larve, étroitement liée à son milieu, soit entraînée, par sa galle même, dans une direction donnée, et en arrive à perforer un trou sans aucune utilité pour l'individu qui le perfore, et moins encore pour l'espèce. La question mérite donc une étude attentive ; on en voit dès l'abord la portée générale.

2. La larve en fonction de la galle

Comment pratiquer cette étude ? Le seul moyen qui s'offre est de suivre le développement de la cécidie et d'observer le comportement corrélatif de la larve. Pour y parvenir, il ne faut évidemment pas songer à examiner la même galle à partir du début ; ses parois ne sont pas transparentes, la nécessité de l'ouvrir s'impose et, une fois ouverte, les processus changent entièrement. Le seul procédé possible est la mise en série de plusieurs galles aux diverses phases de leur développement. A moins que la larve ne se comporte d'une façon en apparence quelconque, dans un tissu parfaitement homogène, nous par-

viendrons forcément à reconstituer l'ensemble des processus, de la même manière qu'un embryologiste reconstitue la genèse des parties, en étudiant des individus distincts d'âges différents. Nous découvrirons, en outre, le déterminisme des processus, qui ne ressort pas aisément de l'examen d'embryons en série. Pour ceux-ci, en effet, les influences extérieures corrélatives des processus échappent entièrement ; elles ont cessé d'agir au moment où l'observateur intervient et s'il peut constater les changements opérés dans le nombre et la disposition des milieux internes, il ne peut guère connaître la nature de ces changements. Ici, au contraire, l'influence qui agit immédiatement sur la larve reste constamment perceptible ; c'est d'elle, en réalité, dont nous suivons les variations autant que de la larve même. Nous menons parallèlement deux enquêtes, qui se complètent et s'éclairent en fonction l'une de l'autre.

La galle est, au début, une excroissance lenticulaire remplie de cellules à chlorophylle. Une coupe passant par l'un des diamètres de l'excroissance montre que l'œuf se développe entre les deux épidermes et provoque l'hyperplasie des tissus de la feuille. Tous les éléments qui entourent la larve prolifèrent, dans leur ensemble ; les cellules épidermiques se multiplient aussi bien que celles des tissus lacuneux et palissadique. L'hyperplasie, néanmoins, s'effectue surtout aux dépens du parenchyme palissadique correspondant à la moitié inférieure de l'épaisseur de la feuille. Il en résulte une masse centrale de consistance relativement molle, chargée de chlorophylle, autour de laquelle l'épiderme forme une enveloppe assez épaisse de tissu compact, résistant et non coloré. Réaumur, qui a vu ces deux substances, a cru qu'il s'agissait de deux états différents d'un même tissu.

Ainsi constituée, la galle s'accroît un peu suivant tous les diamètres, mais sensiblement plus vite suivant le diamètre parallèle à la nervure médiane de la feuille et dans le sens de l'allongement de la feuille. En conséquence, la galle change de forme, elle devient ovoïde et les parties les plus récemment formées sont celles de l'extrémité distale. La larve, qui était tout d'abord au centre, occupe finalement une situation excentrique. Tous les tissus prennent part à la croissance, mais avec

des vitesses différentes. Dans les régions où la croissance est la plus active, c'est le tissu palissadique qui prolifère d'abord. Il s'ensuit qu'une fois la galle entièrement développée, l'épaisseur de l'enveloppe épidermique diminue d'arrière en avant et se trouve réduite, tout à fait en avant et en dessous, à l'épiderme normal.

Sur une coupe longitudinale de la cécidie terminée, on aperçoit aisément les deux tissus qui la constituent. Le tissu palissadique hyperplasié forme une lame verte dont la situation relative paraît varier d'une galle à l'autre ; tantôt elle occupe la moitié supérieure, tantôt la moitié inférieure. En réalité, ses connexions ne changent guère, surtout celles de son extrémité distale qui vient buter contre l'épiderme inférieur demeuré mince, et l'on constate aisément, en dépit des déformations dues à la croissance, que cette lame reste toujours en continuité directe avec la couche de tissu palissadique. La galle, d'ailleurs, se trouve quelquefois réduite à sa partie inférieure, l'épiderme supérieur ne s'étant pas épaissi.

Les deux tissus, intimement unis, et passant de l'un à l'autre par transition ménagée, correspondent à ce que les auteurs ont convenu d'appeler la *couche alimentaire* et la *couche protectrice*, dénominations impropres comme nous le verrons. Tout au début, la larve, située au centre même de la cécidie lenticulaire, vit aux dépens du parenchyme chlorophyllien mou [1] et creuse autour d'elle une cavité assez régulièrement sphérique (*chambre larvaire*). Pendant ce temps, la cécidie s'accroît, elle s'accroît sans cesse et beaucoup plus vite que la larve ne la mange ; par suite, quand la galle atteint son volume définitif, la larve occupe encore la zone où elle a commencé à manger. Sur une coupe longitudinale pratiquée à ce moment, on distingue alors la chambre larvaire, située dans la partie postérieure de la galle, et une masse pleine occupant environ les deux tiers antérieurs. L'axe de cette masse est représenté par la lame de tissu vert qui part de la chambre et va, en s'amincissant, vers l'épiderme inférieur, à l'extrémité antérieure de la galle.

[1] Chaque galle ne renferme qu'une seule larve ; cet isolement provient des conditions de la ponte et il n'y a pas lieu d'insister (Voir Et. Rabaud, l'Instinct de l'isolement, *Année psychologique*, 1913).

Cette structure de la galle et cette situation de la larve expliquent les événements ultérieurs. Vivant dans le sein d'un tissu mou, aqueux, chlorophyllien, riche peut-être aussi en éléments amylacés et azotés, la larve dévore tout d'abord les couches les plus molles au contact desquelles elle se trouve ; elle parvient ainsi à des couches, provenant encore du tissu palissadique, mais relativement plus consistantes, peut-être aussi d'une constitution un peu différente, qui l'attirent moins, soit en raison de leur consistance, soit en raison de leur constitution ou des deux à la fois. En une région seulement, le tissu chlorophyllien possède les qualités de celui qui entourent primitivement la larve, c'est celui qui occupe l'axe de la prolifération et qui va de la chambre larvaire à l'extrémité distale de

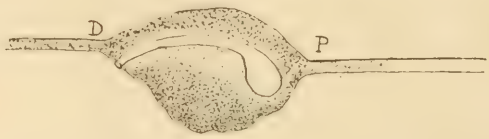


Fig. 1. — Coupe longitudinale d'une galle suivant un plan perpendiculaire au plan du limbe de la feuille. Situation relative de la chambre larvaire et trajet de la galerie. L'orifice s'ouvre à la face inférieure de la feuille.

D extrémité distale de la feuille.
P son extrémité proximale.

la cécidie : ce tissu axial attire nécessairement la larve, qui l'entame et le ronge en mineuse, creusant devant elle, constamment guidée par la nature du tissu : elle pratique ainsi une galerie de section circulaire et d'un diamètre exactement adapté à son diamètre propre (Fig. 1).

Des sections transversales faites sur des galles d'âges divers permettent de suivre facilement le processus. On trouve la larve engagée dans une galerie plus ou moins longue, et toujours creusée dans l'axe du tissu chlorophyllien, *quelle que soit la direction de cet axe*. Quelquefois rectiligne ou à peine incurvée, la galerie décrit parfois une courbe très accentuée (fig. 2), mais aboutit toujours, comme la lame de tissu chlorophyllien, à l'extrémité distale de la galle et à la face inférieure de la feuille, en un point de la ligne qui sépare la feuille saine de la prolifération. Celle-ci, en ce point, se relie à l'assise palis-

sadique normale et se trouve directement au contact de l'épiderme normal mince. Progressant en dévorant le tissu mou, la larve est ainsi nécessairement conduite jusqu'à cet épiderme mince, peu résistant, que ses mandibules font facilement sauter. J'ai examiné plusieurs centaines de galles, pratiquant des sections dans tous les sens, et j'ai toujours trouvé la larve suivant rigoureusement le tissu vert à partir du moment où elle quitte la chambre larvaire; jamais elle ne pénètre dans le tissu compact.

Le moment où la larve, partie de l'extrémité proximale, arrive à l'extrémité distale ne semble pas absolument fixe. L'hyperplasie végétale, en effet, varie dans des proportions assez importantes d'une cécidie à l'autre, de sorte que les diverses larves n'ont pas à parcourir des chemins égaux, ni à dévorer des quantités comparables de substance. La perforation de l'orifice ne correspond donc pas, et ne saurait le faire, à un âge déterminé de la galle ou de la larve. Les différences entre les galles peuvent être telles que l'écart entre les perforations tardives et précoces soit de deux à trois semaines; je l'ai constaté sur les galles développées aux dépens de la même feuille et correspondant, suivant toute vraisemblance, à la ponte d'une seule et même *Pontania*. Dans tous les cas, et d'une manière générale, lorsque la larve arrive au contact de l'épiderme, elle est encore minuscule (3 à 5 millimètres de long) et n'atteindra sa maturité que plusieurs semaines après. Loin de sortir de la galle, une fois l'orifice perforé, comme l'avancent Heim et Loiselle, et d'en faire un simple domicile diurne, la larve y demeure et continue à s'en nourrir. De cela, j'ai acquis la certitude d'une façon péremptoire :

Fig. 2. — Coupe d'une galle suivant un plan parallèle au plan du limbe de la feuille (feuille vue en dessous). Galerie à trajet courbe

a Les feuilles portant des galles demeurent entières jusqu'au bout;

b) Si l'on empêche la larve de sortir, par un procédé que j'indiquerai tout à l'heure, elle ne cesse pas cependant de se nourrir;

c) Et d'ailleurs, la paroi de la galle s'amincit d'une façon constante; elle est réduite à l'épiderme vers le début de l'automne.

Quel est alors le comportement de la larve, une fois qu'elle a établi une communication avec l'extérieur?

Naturellement, elle continue de manger le tissu chlorophyllien, et lorsqu'elle a dévoré les couches les plus molles elle passe aux suivantes, jusqu'à épuisement complet. Toutefois, parvenue au niveau de l'épiderme antérieur, et l'orifice perforé, elle n'entame pas la paroi de la galerie à partir de cet orifice. Soit que la pénétration de l'air la refoule, soit que le tissu mou fasse défaut, elle retourne dans la chambre initiale[1]; une fois là, elle recommence de la même manière, rongeant les parois de la chambre, puis s'engageant à nouveau dans la galerie qu'elle agrandit. Elle recommence ainsi plusieurs fois de suite. Il semble qu'elle parcoure un circuit assez régulier, repassant aux mêmes endroits; elle revient donc périodiquement dans la galerie et l'agrandit, jusqu'au moment où l'amincissement des parois est telle que galerie et chambre initiale se confondent en une cavité unique.

Dans un certain nombre de cas, les choses se passent d'une manière un peu différente. Au lieu de retourner dans la galerie, ou, tout au moins, de la suivre jusqu'au bout une seconde fois, la larve entame la paroi latérale et creuse dans une direction différente; parfois même, elle creuse une galerie entièrement distincte de la précédente. Ces différences tiennent à l'étendue et à l'épaisseur du tissu chlorophyllien mou: elles contribuent à montrer combien la larve est liée à la structure de la cécidie. Si le tissu palissadique hyperplasié forme une nappe relativement large, du moins à son point de départ dans la chambre initiale, la larve aura toutes les chances de ne point rencontrer l'orifice interne de la première galerie et creusera

[1] Peut-être en marchant à reculons, comme Heim l'affirme. Je n'ai pu faire de constatation directe, mais les dimensions de la galerie ne semblent guère permettre à la larve de se retourner.

une galerie nouvelle; si elle rencontre cet orifice interne, elle sera presque fatalement entraînée, dès le premier coup de mandibules, à suivre une direction différente de l'ancienne. Mais alors, deux éventualités se présentent, que j'ai toutes deux rencontrées et qui dépendent strictement de la disposition du tissu chlorophyllien. Lorsque celui-ci, peu après son origine dans la chambre initiale, est séparé en deux nappes distinctes par la prolifération du tissu compact, la larve est entraînée une première fois d'un côté et une seconde fois de l'autre. Elle perfore chaque fois l'épiderme distal et pratique ainsi deux orifices, vaguement symétriques par rapport à l'axe médian de la galle (fig. 3). Lorsque, au contraire, le tissu chlorophyllien forme une nappe d'un seul tenant, assez large à son point de départ, mais se rétrécissant et se terminant en pointe, la seconde galerie vient fatalement déboucher dans la première, à faible distance de l'orifice extérieur, qui reste unique.

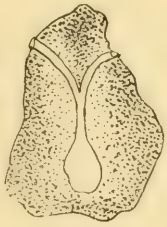


Fig. 3. — Coupe d'une galle suivant un plan parallèle au plan du limbe. Galerie bifurquée.

Ces différences dans la façon dont la larve attaque, au début, les tissus de la galle n'ont aucune répercussion sur la suite des événements. A mesure que la larve grandit, elle détruit le tissu chlorophyllien, puis entame le tissu compact. A ce moment, d'ailleurs, sa taille a augmenté et ses mandibules, plus fortes, entament plus facilement des parois relativement dures. A l'automne, il ne reste guère qu'une mince membrane, dont la larve ne respecte pas même l'intégrité. Tous les tissus une fois épuisés, la larve cesse de manger, gagne le sol ou reste dans la cavité qu'elle a creusée et se métamorphose.

*
* *

Ainsi, la larve de *Pontania proxima* se comporte constamment en fonction des tissus qu'elle mange. La consistance différente, la disposition relative de ces tissus, le mode de croissance de la galle orientent la larve et l'entraînent. Et comme le développement des divers éléments de la galle s'effectue le plus souvent d'une manière comparable à lui-même, le compor-

tement de la larve demeure également comparable à lui-même : la larve dévore tout d'abord le tissu le plus mou, ce qui la conduit à traverser de part en part la paroi de sa galle, toujours dans la même direction, pratiquant un orifice, et un seul, dans une situation relative toujours la même. Aucun doute ne saurait subsister à cet égard, quand on suit les processus pas à pas, comme nous venons de le faire, en ayant toujours le souci de ne point séparer l'animal de la plante et de reconnaître à chaque instant leur liaison.

Du reste, les exceptions que l'on rencontre confirment nettement ces conclusions et permettent d'éliminer entièrement toute autre interprétation. Dans quelques cas très rares, l'orifice s'ouvre sur la face supérieure de la feuille, et l'on constate alors que la lame de tissu chlorophyllien aboutit en un point de l'épiderme supérieur. Dans quelques autres cas, l'orifice s'ouvre, non plus à l'extrémité distale de la galle, mais à l'extrémité proximale, sur l'une ou l'autre face de la feuille ; exceptionnellement, enfin, l'orifice est légèrement latéral et dorsal. Toutes ces apparentes exceptions se ramènent au cas général, car à toute situation anormale de l'orifice correspond une situation de la lame chlorophyllienne. Cette anomalie elle-même dépend de modifications apportées à la croissance des galles par la coexistence de plusieurs d'entre elles, en file et contigues, sur le même côté du limbe. Dans l'un des cas, par exemple, où l'orifice est situé à l'extrémité proximale, la galle est la plus antérieure d'une série de trois très au contact l'une de l'autre ; l'attraction des sucs végétaux par les deux galles postérieures ont certainement modifié la galle antérieure, qui a grandi davantage d'avant en arrière que d'arrière en avant ; le tissu mou, tout spécialement, se développe activement dans la partie proximale où le tissu compact fait, au contraire, relativement défaut.

Des influences du même ordre provoquent quelquefois dans la galle une symétrie par rapport à l'axe transversal, le tissu mou étant également développé en avant et en arrière de la chambre larvaire. Dans ces conditions, après avoir creusé une galerie dans une direction, la larve pourra être entraînée à en creuser une seconde dans la direction opposée ; j'ai constaté le

fait deux fois, sur deux galles appartenant à une même rangée de cinq ; chaque galerie aboutissait à un orifice.

S'il arrive, comme je l'ai observé, que les deux galles sont, non pas seulement contiguës, mais en continuité de tissu, la lame chlorophyllienne passe directement de l'une à l'autre et, creusant sa galerie, la larve qui habite la cécidie postérieure débouche fatalement dans la chambre larvaire de la cécidie antérieure. A cet égard, du reste, toutes les modalités se rencontrent et chacune correspond au mode de relation des galles entre elles.

Enfin, dernière exception, l'orifice peut manquer. Je l'ai constaté plusieurs fois : on trouve alors une larve relativement âgée dans une cavité entièrement close. La galerie partant de la chambre initiale existe néanmoins toujours, car le comportement général n'a subi aucune modification ; seulement l'épiderme, sensiblement épaissi, n'est pas tombé sous les coups de mandibule et persiste sous forme d'un diaphragme, parfois assez mince et fragile, parfois au contraire relativement épais et résistant. C'est à une disposition de ce genre qu'il faut rapporter le fait de deux galeries partant toutes deux de la chambre initiale, s'ouvrant directement l'une dans l'autre et contournant l'extrémité antérieure de la galle, sans communiquer avec l'extérieur (fig. 4).

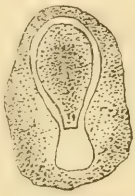


Fig. 4. — Coupe d'une galle suivant un plan parallèle au plan du limbe. Galerie à trajet fermé. Absence d'orifice.

Le déterminisme des phénomènes ne souffre donc pas d'exception. A aucun moment, le comportement de la larve ne dépend d'une influence insaisissable ; en toutes circonstances, il demeure lié tant au mode de développement de la néoformation végétale qu'à sa structure, et l'on n'aperçoit pas d'autre relation ; il n'y a de variation que dans la disposition relative des divers tissus de la plante. Au début de mes recherches, j'avais fait l'hypothèse que la situation constante de l'orifice dépendait peut-être de la position des feuilles qui portent les galles. Mais l'examen le plus superficiel montre que les feuilles ont des positions très variées, dont aucune ne correspond à

une situation déterminée du pertuis. On ne discerne donc rien qui ressemble à un géotropisme, tandis que le rôle de la répartition du tissu palissadique hyperplasié apparaît avec une parfaite évidence.

3. Signification biologique de l'orifice

Mais il ne suffit pas de montrer le déterminisme du percement de l'orifice, il faut encore examiner si ce déterminisme n'aurait pas pour origine quelque impérieuse nécessité que subirait la larve. A propos de toute disposition morphologique, comme de tout mode de fonctionnement, renaît l'éternel argument : la disposition ou le fonctionnement ne persistent que s'ils offrent à l'organisme un avantage quelconque. Partant de là, on pourrait dire qu'en suivant le chemin qu'elle suit pour percer un orifice, la larve obéit à la loi du moindre effort. Sans doute, elle parcourt un trajet plus long qu'elle ne le ferait si elle perçait directement de la chambre initiale vers l'arrière ou les côtés, mais elle rencontrerait alors des tissus plus durs, plus résistants, qui nécessiteraient un travail plus considérable. En prenant une voie détournée, elle gagne donc du temps et arrive plus rapidement à ouvrir le pertuis dont elle a besoin. Pareille interprétation semblerait, au premier abord, assez satisfaisante, à ceux, du moins, pour qui rien ne persiste qui ne soit utile et avantageux, du point de vue anthropomorphique, s'entend.

Or, ici, cette interprétation, ou toute autre analogue, soulève des difficultés. La sélection ne saurait porter sur la plante, car celle-ci ne donne prise, en l'occurrence, à aucune action conservatrice. Une galle, en effet, est une réaction des tissus végétaux qui s'effectue sans aucun antécédent héréditaire. Si la sécrétion de la Tenthrédine provoque la prolifération, si même, comme il est probable, elle exerce une action spécifique, la marche de la prolifération aussi bien que la situation relative des tissus, dépendent à la fois de la structure de la feuille, qui est constante, et de tous les incidents qui surviennent. L'accumulation de plusieurs galles sur une même feuille suffit, par exemple, pour provoquer des modifi-

cations importantes. Si le mode de croissance de certaines galles entraînait la mort de quelques larves, l'avantage dont jouissent les survivantes n'en serait pas moins strictement individuel, car le fait que leur galle s'est développée normalement pour eux n'implique pas que leurs descendants auraient la même chance. Il ne reste plus alors qu'à affirmer que *P. proxima* a persisté, parceque la structure des feuilles de Saules permet la formation d'une galle dans des conditions qui facilitent la perforation d'un orifice. Mais à l'appui de cette affirmation, nous n'avons aucune preuve ; nous ignorons complètement si des larves de la même espèce, attirées par d'autres plantes, n'y ont pas trouvé des conditions également « favorables ». Il n'est donc pas évident que *P. proxima* trouve sur les Saules un réel « avantage ».

Quel serait, au reste, cet avantage ? Des divers auteurs qui ont étudié *Pontania proxima*, l'un pense que le pertuis assure la pénétration de l'air et aide à la respiration; un autre, qu'il permet à la larve de rejeter au dehors les excréments accumulés ; d'autres, enfin, croient que la galle joue un simple rôle de refuge dont la larve sort pour manger la feuille, et dont elle sort même définitivement au bout de quelques jours. On pourrait encore supposer que la larve prépare sa sortie ultérieure.

Cette dernière hypothèse ne serait évidemment pas raisonnable. Même en admettant qu'il existe des « instincts prophétiques », encore faut-il que l'ensemble des faits donne à cette manière de voir quelque vraisemblance. Or, en la circonstance, la larve peut, à tout instant, perforer les parois de sa cécidie ; elle les perforera même d'autant plus facilement que ces parois seront plus amincies ; en outre, l'imago possède des mandibules suffisantes pour se frayer un passage à travers une paroi végétale réduite à l'état de membrane peu résistante. Evidemment, la Tenthrédine, sous une forme quelconque, sort par l'orifice qu'elle a pratiqué de très bonne heure et agrandi à diverses reprises ; mais sa sortie éventuelle n'intervient nullement dans le déterminisme de la perforation précoce des parois gallaires.

La nécessité de respirer interviendra-t-elle vraiment ? Cette nécessité se ferait sentir aussi bien, semble-t-il, tant au début

de la vie que plusieurs semaines après. Or, pendant les premiers temps, la larve se développe fort bien dans une cécidie entièrement close. Par où et comment l'air respirable parvient-il dans la cavité? les parois épaisses sont faites d'une substance compacte à travers laquelle l'air, semble-t-il, ne passe pas facilement. Mais le tissu central est riche en chlorophylle, la sève qui imprègne la galle entière renferme de l'oxygène, de sorte que, directement ou indirectement, la respiration est assurée [1]. Ces conditions, suffisantes pendant une longue période, paraissent encore suffisantes au moment même où *Pontania proxima* perfore les parois. D'ailleurs, à mesure que le temps s'écoule, les parois s'amincissent et deviennent de plus en plus perméables à l'air. Or, dans le même temps, la larve agrandit l'orifice : on ne voit vraiment pas quel changement utile apporte cette pratique, ni ce qui nécessite une aération directe qui ne paraissait pas nécessaire quelques instants auparavant.

Il est, du reste, assez curieux de constater que cette aération directe, qui serait indispensable à *Pontania proxima*, ne l'est pas à ses parasites. L'un d'eux, en particulier, *Pimpla gallicola* Gir., est introduit dans la galle de très bonne heure, fort souvent, en tout cas, avant la perforation de l'orifice et sans effraction visible. Or, le parasite tue la Tenthrédine avant qu'elle ait complètement creusé sa première galerie ; la galle reste alors définitivement close et le parasite doit poursuivre tout son cycle évolutif sans aucune aération directe, puis se frayer un passage à travers des parois assez épaisses et résistantes. On imagine difficilement que l'air manque à *P. proxima* alors que, dans les mêmes conditions, il ne manque pas à *P. gallicola*, parasite externe.

A ces arguments s'ajoutent des preuves plus directes. Si l'orifice existe dans le plus grand nombre des galles, il n'existe pas chez toutes. Parfois, nous l'avons vu, l'épiderme de l'extrémité distale prolifère légèrement et la larve, poussant sa galerie jusqu'au bout du tissu chlorophyllien, laisse subsister une

[1] La respiration des larves dans les galles closes est un problème tout différent de celui qui nous occupe ici ; remarquons seulement que bien des larves vivent enfermées dans des productions végétales à parois épaisses et d'apparence imperméable.

cloison d'épaisseur variable, qui empêche toute communication directe avec l'extérieur et limite forcément la pénétration de l'air. La larve n'en continue pas moins de vivre. Inversement, certaines galles possèdent deux orifices ; le déterminisme immédiat de chacun d'eux ressort clairement de l'examen anatomique de la galle, mais leur signification échappe complètement, si l'on se place au point de vue strict de la larve : un seul orifice laisse entrer une quantité très suffisante d'air ; un second semble indiscutablement superflu.

Une expérience très simple fournit, enfin, la preuve décisive. Les cas d'orifices non percés pourraient n'être que des exceptions sans valeur démonstrative irréfutable, car ils pourraient correspondre à telle circonstance méconnue ; les cas d'orifices doubles pourraient, à la rigueur, dépendre des nécessités spéciales à quelques individus. Il faut donc montrer que la larve continue de vivre de la meilleure façon dans une galle artificiellement obturée.

Pour réaliser cette expérience, j'ai introduit dans l'orifice d'un certain nombre de galles un bouchon de paraffine molle ; puis, pour assurer une fermeture hermétique, j'ai enduit de vernis la paraffine et le tissu végétal immédiatement contigu. L'obturation était complète, car la paraffine, fortement refoulée, pénétrait dans la galerie sur la moitié environ de sa longueur. J'ai laissé les choses en l'état, m'assurant, chaque jour, que le dispositif restait en place. Un matin, j'ai constaté qu'un cécidophage inconnu avait ravagé le Saule qui me servait de champ d'expériences. Plusieurs galles non encore percées avaient disparu, ainsi qu'une partie de celles que j'avais obturées. La prudence exigeait de limiter le dégât ; d'ailleurs, à mesure que la temps passait, le paroi des galles devenait plus mince et la question d'aération se posait de moins en moins. Je me décidai donc à terminer l'expérience. Il restait une douzaine de galles préparées, que j'ouvris aussitôt : les unes étaient bouchées depuis 6 jours seulement et les autres depuis 10 et 14. Dans toutes, la paraffine formait un bouchon très efficace, pénétrant profondément dans la galerie et s'opposant certainement à tout passage de l'air. Les larves, néanmoins, n'avaient aucunement souffert ; toutes avaient continué de manger, elles étaient bien vivantes et en parfait état ;

je n'ai pu constater la moindre différence entre celles qui étaient enfermées depuis 6 jours et celles qui l'étaient depuis 14.

La question me paraît ainsi jugée ; l'orifice ne répond certainement pas à une nécessité d'aération.

Que vaut alors l'hypothèse de Beyerinck ? *Pontania proxima* pratiquerait un orifice d'évacuation, afin de se débarrasser des excréments accumulés. A vrai dire, j'ai pu constater, parfois, des débris excrémentitiels tout au bord de l'orifice ; mais il ne s'agit pas là d'un fait constant, en rapport nécessaire avec l'existence d'un pertuis. A l'époque où la larve commence la galerie qui aboutira jusqu'à l'extrémité distale du tissu chlorophyllien, la chambre larvaire ne renferme qu'une poussière très peu abondante d'excréments, qui ne semble guère de nature à rendre un nettoyage indispensable. La poussière est, d'ailleurs, si fine, que la larve ne pourrait guère la saisir grain à grain avec ses mandibules, ni la refouler d'une manière quelconque. Au surplus, l'existence de cécidies indéfiniment closes et les expériences d'obturation règlent la question sans réplique. Le diaphragme épidermique ou le bouchon de paraffine suppriment toute relation avec le dehors, les excréments s'accumulent alors et d'autant plus que la larve est plus âgée. Or, il n'en résulte aucun inconvénient, puisque la larve ne cesse pas de vivre et de prospérer, comme dans les conditions les plus habituelles. Il ne faut point en être surpris : à mesure que les déjections augmentent, la cavité gallaire s'accroît, de sorte que l'agrandissement d'un côté compense l'accumulation de l'autre. Dans une cavité close, la Tenthrédine vit exactement comme vivent un très grand nombre de gallicoles ou d'endophytes qui conservent autour d'eux tous leurs excréments.

Quand l'orifice existe, le rejet des matières au dehors s'explique d'une façon très simple : allant et venant, tournant constamment en détruisant les tissus végétaux et repassant régulièrement de la chambre larvaire à la galerie, la larve entraîne avec elle les détritus et les refoule au dehors d'une manière tout à fait mécanique. Il ne s'agirait, en tout cas, que d'une utilisation et non de la poursuite d'une fin que l'animal doit atteindre, sous peine de mort.

En définitive, la nécessité, l'utilité, le simple avantage du percement d'un pertuis n'apparaît nullement. Bien au contraire apparaissent tous les dangers qu'il entraîne pour la Tenthrédine. Il facilite l'accès de la galle aux parasites qui ne pourraient percer la paroi, aux prédateurs de petite taille, aux spores de Champignons entomophages. Sans doute, on objectera que l'orifice s'ouvre généralement à la face inférieure de la feuille ; mais cette circonstance n'atténue guère les inconvénients ; d'une part, en effet, les prédateurs comme les parasites circulent en tous sens et, d'autre part, les feuilles n'ont pas toujours une position telle que la face « inférieure » sort véritablement en dessous.

Et nous sommes ainsi ramenés à la seule influence des conditions actuelles sur un organisme déterminé. *Pontania proxima* mange d'abord les parties les plus molles du tissu qui l'environne, elle les suit, en quelque sorte, comme un mineur suit un filon. Ces parties épuisées, elle attaque les parties un peu plus consistantes et détruit ainsi progressivement, par étapes, la galle tout entière.

Sous une forme à peine différente nous retrouvons donc ici le processus que j'ai mis en relief à propos d'*Olethreutes oblongana* Hw [1]. Cette chenille commence par dévorer le tissu médullaire des capitules de *Dipsacus sylvestris*, puis attaque les parois plus dures et parvient ainsi aux graines. Seulement, le résultat de ce comportement est tout à fait impressionnant. La chenille a devant elle une large surface de tissu comparable et rien ne la conduit à percer ici plutôt que là. Sans doute, on constate diverses perforations ébauchées, qui donnent à penser que la résistance des tissus joue un rôle, mais la galerie pratiquée de dedans en dehors, facilite la sortie de l'imago et, pour tout observateur superficiel, ce fait traduit un « instinct prophétique ».

La galerie pratiquée par *P. proxima* n'entraîne pas de pareilles conséquences. Quelque soit le point de vue auquel on se place, il ne saurait être question d' « instinct prophétique ». La Tenthrédine vit aussi bien dans une galle close que dans une galle ouverte et l'existence d'une communication avec l'extérieur ne

[1] *Bull. Sci.*, t. XLVI, 1912.

procure que des inconvénients graves. Résultat immédiat de la structure de la galle et de la manière dont mange la larve, le pertuis n'a pour celle-ci aucune utilité, si faible soit-elle.

Conclusions

La portée de cette conclusion ne saurait échapper. Nous avons pris l'habitude d'admettre *a priori* que toute disposition anatomique, ou tout fonctionnement des organismes, correspond à un usage déterminé, quel qu'en soit d'ailleurs l'origine, qu'il répond à un but, à un avantage, à un mode d'activité. Sous l'empire de cette habitude, et par une inconsciente pétition de principes, nous ne posons jamais la question préalable ; nous admettons d'emblée, sans examen, l'utilité de cette disposition ou de ce fonctionnement, puis nous nous efforçons de trouver et de préciser cette utilité. Procédant ainsi, nous nous inspirons, le voulant ou non, du principe de finalité ; et dès lors nous méconnaissons les données du problème, puisque, limitant le champ de nos recherches et préjugeant de leur résultat, nous nous préoccupons de « l'utilité » avant de connaître le déterminisme.

Or, c'est de ce dernier dont l'étude importe tout d'abord. L'étude, dans le cas présent, met en évidence la liaison constante d'une certaine larve avec un certain tissu végétal, elle montre les conséquences diverses de cette liaison. L'une d'elles est le percement d'un orifice. Mais nous constatons aussitôt que l'évolution de la larve se poursuivrait d'une manière très sensiblement analogue si le percement de l'orifice n'avait pas lieu. Sans être véritablement nuisible, ce percement n'a pour effet que de multiplier les risques de destruction.

Il y a donc des fonctionnements, comme il y a des dispositions anatomiques, pour lesquels on ne peut invoquer d'autre raison d'exister ou de persister que de n'être pas absolument nuisibles. Dérivant de l'interaction constante de l'organisme et du milieu, leur déterminisme est strictement actuel ; ils ne disparaissent, et l'individu avec eux, que s'ils sont entièrement incompatibles avec l'existence. Pour peu qu'ils laissent une possibilité de vie, si précaire soit-elle, ils persistent ; ils peu-

vent d'ailleurs être secondairement et accessoirement utilisables. La larve de *Pontania proxima* quitte sa galle en passant par un orifice depuis longtemps percé, parce que cet orifice existe ; elle pourrait également, et très vite, en percer un autre au moment même où elle sort : le fait tombe sous le sens. En d'autre cas, celui d'*Olethreutes oblongana*, l'imago sort par l'orifice qu'a creusé la chenille et l'idée qu'il ne pourrait sortir si cet orifice manquait nous impressionne fortement. Dans les deux cas, pourtant, le déterminisme est exactement le même, l'utilisation est la même. Seulement nous apercevons tout de suite que *P. proxima* suppléerait facilement à l'absence d'orifice, tandis qu'il nous semble qu'*O. oblongana* n'y suppléerait pas.

Et quand cela serait, il ne s'ensuit cependant pas qu'un processus ait deux significations différentes, alors qu'il se produit dans les conditions analogues, sous prétexte que ses conséquences lointaines ne sont pas toujours les mêmes. Rappelons-nous que les résultats d'un phénomène ne conditionnent jamais ce phénomène. Tenons-nous en donc à l'étude précise des conditions véritables, suivons pas à pas l'enchaînement des processus, constatons que ces processus s'enchaînent d'une manière nécessaire et qu'il suffit que leurs conséquences ne soient pas complètement nuisibles, pour que les organismes qui y prennent part persistent. Dans cette constatation réside le phénomène général même de l'évolution, car on peut et doit envisager du même point de vue tout organe et tout fonctionnement.

Saint-Affrique, 30 août 1918.

M. CAULLERY et F. MESNIL

UN CAS DE GYNANDROMORPHISME CHEZ UNE ANNÉLIDE POLYCHÈTE

Spio martinensis Mesn. est un des rares exemples de dimorphisme sexuel net chez les Polychètes. Il y a, chez le mâle, une différenciation et une hypertrophie considérable des néphridies, comme l'a décrit Fage, sur l'indication de l'un de nous [1].

Or, nous avons trouvé, en 1917, une femelle typique offrant les néphridies modifiées des mâles.

Un frottis fixé et coloré montre, à côté d'une ovogenèse copieuse et active, quelques rares spermatozoïdes adultes qui n'avaient pas été vus *in vivo*. Des frottis d'autres individus ayant été faits, en même temps, avec les mêmes instruments, il n'est pas impossible, malgré les précautions prises, que ces spermatozoïdes soient d'origine étrangère. Nous ne le croyons cependant pas, la préparation n'offrant pas de stades de spermatogenèse comme les autres. Si ces spermatozoïdes appartiennent bien à la femelle considérée, celle-ci aurait présenté, soit une phase mâle antérieure, soit une trace d'hermaphrodisme, comme c'est généralement le cas dans le gynandromorphisme.

Nous nous bornons à signaler le fait qui doit être une anomalie rare, vu le nombre très grand des *Spio* examinés par nous en vue de statistique des sexes et de recherche de parasites.

[1] Cf. Fage, Recherches sur les organes segmentaires des Annélides Polychètes, *Ann. Sci. Nat. Zool.* (sér. 9), t. III, 1906, p. 320 et *C. R. Soc. Biol.*, t. LVII, 1905, p. 452.

LAVAL. — IMPRIMERIE L. BARNÉOUD ET Cie.

PLANCHE II

EXPLICATION DE LA PLANCHE

Fidélité au support chez une larve à moitié développée de *Carausius furcillatus*.

A droite, branche de bruyère lentement desséchée depuis l'installation spontanée de la larve, servant de substratum pour le repos (près de 23 heures par jour) ; à gauche, feuille fraîche de lierre à pétiole long, maintenu horizontal par un fil attaché à un poids, à limbe partiellement rongé, sur lequel est fait le repas quotidien ; l'insecte (chromatiquement adapté) se présente de profil, en attitude d'extension cataleptique, à gauche du rameau, la tête *t* et la bosse strumeuse *s* du VIe segment aidant à son identification (les pattes antérieures sont étendues en avant et les postérieures en arrière, les intermédiaires seules s'écartant de l'axe du corps) (assez forte réduction).

PANTEL et DE SINETY, phot

Réaction chromatique des Phasmides.

Etienne RABAUD

LA LUMIÈRE ET LE COMPORTEMENT DES ORGANISMES

SOMMAIRE

1. LUMIÈRE ET TONUS MUSCULAIRE. — Aperçu historique ; Paul Bert, Baréty, Delage, Lœb. — Tonus musculaire et activité normale.
2. STÉNOPHOTES ET EURYPHOTES. — La Photométrie de Strasburger. Le *Schizophyllum mediterraneum* Latz. en pleine lumière et en lumière diffuse. Eclairement, température, état hygrométrique. La sensibilité différentielle. L'activité des Crépusculaires.
3. EURYPHOTES ET RAYONS ACTINIQUES. — Les excitations oculaires ; vernissage des yeux et mouvement des ailes ; surface relative des yeux et du corps. L'activité diurne de *Lycœna argus* ; influence des rayons actiniques. Action de la lumière sur les Gentianées.
4. TROPISMES ET TACTISMES ; EXCITATIONS SENSITIVES ET SENSORIELLES — Les Insectes vont-ils vers le soleil ? Excitations motrices sans orientation. Les excitations interférentes. Les images sensorielles.
5. LES EURYPHOTES NOCTURNES. — Le rythme nycthéméral. Action de la température suivant l'intensité lumineuse. Action paralysante de la lumière.
6. CONCLUSIONS.

1. La lumière et le tonus musculaire.

L'action de la lumière sur les organismes est un fait d'observation que l'on trouve mentionné par les plus anciens auteurs. Le Papillon qui vient se brûler aux chandelles, de même que les animaux qui vivent constamment dans une obscurité relative, n'ont pas manqué d'attirer l'attention des moins clairvoyants. Néanmoins, l'étude scientifique de cette action ne remonte pas très loin. Les premiers essais dignes de ce nom ne paraissent pas antérieurs à l'année 1867 ; à cette époque, Paul Bert [1]

[1] Paul Bert. Sur la visibilité des divers rayons du spectre lumineux par les animaux inférieurs : *Société des Sciences de Bordeaux*, 1867. *Archives de physiologie*, 1869. *C. R. Acad. Sc.*, 1869. *Soc. de Biol.* 1871.

examinait la visibilité des couleurs du spectre par les animaux inférieurs. Presque en même temps, Baréty [1] étudiait les mouvements de l'Hélianthe sous l'influence des rayons solaires. Quelques années plus tard, Stahl [2] précisait, chez les Myxomycètes, les mouvements d'attraction et de répulsion sous l'action de la lumière. Ces mouvements impliquent une idée d'orientation; Y. Delage [3] y ajoute une idée d'équilibre en montrant que des *Palæmons* aveuglés tombent au fond de l'eau et, le plus souvent, sur le dos.

Par quel mécanisme la lumière exerce-t-elle ces actions motrices? Loeb [4] a essayé de le déterminer chez les Métazoaires; avant lui, Paul Bert [5] avait résolu la question dans le cas particulier de la Sensitive. Chez les Métazoaires, suivant J. Loeb, la lumière provoquerait dans l'œil une réaction chimique qui influencerait le système nerveux central et, par lui, la tension musculaire. La contraction de l'iris est particulièrement caractéristique de cette action de la lumière sur les muscles.

Cette interprétation a provoqué un grand nombre de recherches, de la part de Loeb lui-même et de ses collaborateurs. J. Loeb (1890) a montré qu'un éclairement unilatéral fait pencher les *Spirographis* et les *Eudendrium* vers la source lumineuse, les muscles du côté éclairé demeurant contractés tant que dure l'éclairement. Lillie (1901), Mast (1911) et Garrey (1917) ont mis en évidence cette action de la lumière sur les muscles de l'Arénicole; G. Bohn [6] (1905) l'a également constatée chez un Gastéropode (*Littorina radis*) et chez une Annélide (*Hediste diversicolor*). En aveuglant des Arthropodes, Loeb (1888), Lyon (1900), Parker (1903), Holmes (1908), Ewald (1913) ont été conduits à admettre une relation étroite entre l'éclairement des yeux et le tonus musculaire. Tout récemment,

(1) Baréty. Réveil et marche de l'*Helianthus* sous l'influence des rayons solaires. *Soc. de Biol.*, 1871.

(2) Stahl. Zur Biologie der Myxomyceten, *Botan. Zeitung*, 1884.

(3) Yves Delage. Sur une fonction nouvelle des Otocystes comme organes d'orientation locomotrice. *Arch. de Zool. exp. et gén.*, 1887.

(4) J. Loeb. Der Heliotropismus der Tiere und seine Uebereinstimnung mit dem Heliotropismus der Pflanzen; *Sitzungsb. phys.-med. Gesell.* Würzburg, 1883.

(5) Paul Bert. Recherches sur les mouvements de la Sensitive. *Journ. de l'Anat. et de Phys.*, 1867-1871.

(6) G. Bohn. Attractions et oscillations des animaux marins sous l'influence de la lumière, *Mémoires de l'Institut général psychologique*, 1905.

Garrey [1], étudiant les effets de l'aveuglement sur un Diptère asilide du genre *Proctacanthus*, a obtenu des résultats concordants avec ceux des autres expérimentateurs : perte d'équilibre et immobilité, mouvements incoordonnés sous l'influence d'une excitation. En recouvrant de vernis un seul œil ou en recouvrant partiellement les deux yeux, il provoque des attitudes variées. Garrey confirme ainsi, sans aucun doute possible, le fait que des excitations lumineuses agissent sur la contraction musculaire et que celle-ci est fonction de l'intensité de l'excitant ; il montre, en outre, ce qui était évident *a priori*, que les diverses parties de chaque œil correspondent à des muscles déterminés.

Ces expériences offrent un grand intérêt ; toutefois elles ne donnent qu'une idée très limitée des effets de la lumière sur les organismes. Non seulement les expériences et les conclusions qui en découlent concernent presque exclusivement les animaux vivant en pleine lumière, mais elles ne nous apprennent rien sur le rôle vrai que les excitations lumineuses jouent dans l'activité normale des organismes. Or, tel est le problème lui-même dans toute son étendue. Les données relatives au tonus musculaire en constituent, certes, un élément important ; réduit à lui-même, néanmoins, il ne conduit qu'à une conception fort étroite et sans portée.

2. Sténophotes et euryphotes.

Une constatation s'impose avant tout : la séparation très généralement admise entre deux catégories d'organismes, dont les uns ont un « phototropisme positif » et les autres un « phototropisme négatif », est une séparation tout à fait inexacte dans ce qu'elle a d'absolu. Et l'on s'étonne même qu'elle ait persisté et se soit imposée, alors que des indications contraires, des expériences positives, en ont mis l'inexactitude en évidence. Dès 1871, Paul Bert [2] estime qu' « on a tort de parler d'animaux

[1] Walter E. Garrey. Light and the muscle tonus of Insects. The heliotropic mechanism. *The Journal of general Physiology*. 1918. Toutes les indications qui ne font l'objet d'aucun renvoi bibliographique sont empruntées au mémoire de Garrey.

[2] Paul Bert, *op. cit.*

lucifuges, tous vont à la lumière et tous fuient la lumière : c'est une question d'intensité ». Plus tard il montre [1] que des Limaces grises, des Blattes, des Ténébrions, placés dans une boîte obscure percée de trous d'épingles en un seul coin, se dirigent vers la faible lueur qui passe, tandis que ces mêmes animaux sont refoulés par une forte lumière. Vers la même époque, STRASBURGER [2], étudiant les zoospores de diverses Algues, observe un changement progressif du sens de la phototaxie en passant d'une lumière diffuse de faible intensité à une lumière de grande intensité. Tandis que les spores se rassemblent, au début de l'expérience, du côté de la lumière, elles passent peu à peu du côté opposé, à mesure que l'intensité lumineuse s'accroît. STRASBURGER désigne ce phénomène sous le nom de *Photométrie*. STAHL, peu après, constate que les plasmodes jeunes d'*Ethalium septicum* soumis à une demi-obscurité rampent à la surface des amas de tannin, tandis que, soumis à un fort éclairement, ils s'enfoncent dans les interstices. Nombre d'organismes unicellulaires se comportent, du reste, d'une manière analogue [3].

Ces expériences fondamentales montrent que, non seulement les organismes subissent l'action des rayons lumineux, mais encore qu'ils la subissent suivant des modalités extrêmement variées. Ce n'est pas encore tout, et il convient d'ajouter que les organismes ne sont pas forcément orientés vers la source lumineuse ou en sens opposé, comme on l'admet assez généralement à la suite de LOEB. Les mouvements et déplacements qu'effectuent les organismes à tous les instants de leur vie dépendent, dans une mesure appréciable, de l'action de la lumière, sans qu'il y ait toujours lieu d'envisager la direction de ces mouvements et déplacements. A cet égard, j'ai été conduit à admettre une analogie très étroite entre le comportement des organismes vis-à-vis des radiations lumineuses et vis-à-vis des radiations thermiques. De même que nous distinguons des *sténothermes* et des *eurythermes*, nous devons dis-

(1) Paul BERT. Influence de la lumière sur les êtres vivants. *Rev. Sc.*, 1878, t. *2*, p. 881.

(2) Eduard STRASBURGER. Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwämsporen *Jenaische Zeitschrift für naturwis.*, 1878.

(3) STAHL, *Op. cit.*

tinguer des *sténophotes* et des *euryphotes*, chacune de ces catégories comprenant naturellement tous les intermédiaires. Volontiers, je souscrirai à l'affirmation de Paul Bert que tous les animaux vont plus ou moins à la lumière. Nous appellerons alors *euryphotes* tous les organismes qui vivent constamment en pleine lumière solaire et supportent, sans aucun dommage, des éclairements d'intensités les plus diverses; nous appellerons *sténophotes* tous ceux qui ne peuvent vivre qu'à une lumière plus ou moins atténuée.

A ces sténophotes s'applique généralement le terme vague de « lucifuges ». A vrai dire, on ne les rencontre jamais en plein soleil et l'on admet implicitement qu'ils ont une activité strictement nocturne, tels, de nombreux Myriapodes. J'ai spécialement étudié à ce point de vue un Chilognathe, *Schizophyllum mediterraneum* Latz. On le rencontre le plus souvent sous les pierres, et l'on peut se demander s'il y est conduit par l'humidité ou par l'obscurité. Cette dernière hypothèse paraît d'autant plus vraisemblable que l'animal vit d'ordinaire dans des terrains relativement secs. Ni l'une ni l'autre, cependant, ne sont absolument exactes. L'état hygrométrique ne joue qu'un rôle limité; la lumière n'intervient pas non plus, en tant que telle, mais une certaine intensité lumineuse.

Une observation fortuite m'a mis sur la voie de cette interprétation : à deux reprises, et en plein jour, je rencontre plusieurs Schizophylles stationnant sur des rochers ou sur des branches d'arbres, broutant Lichens ou Oïdium dont ils font leur nourriture [1]. Surpris de les trouver là à 11 heures ou à 16 heures, j'en tire la conclusion qu'ils ne sont point lucifuges et que les conditions hygrométriques seules les entraînent sous les pierres. L'atmosphère, en effet, est, dans les deux cas, fort chargée d'humidité et j'admets que, se répandant la nuit sur les arbres, les Schizophylles y demeurent, en dépit de la lumière, quand l'air tient en suspension une suffisante quantité de vapeur d'eau. Il convenait, néanmoins, de soumettre cette interprétation au contrôle expérimental.

Recueillant alors 9 *Sch. mediterraneum*, je les place dans un

[1] Etienne Rabaud. Sur le régime alimentaire de *Schizophyllum mediterraneum* Latz. *Bul. Soc. Zool. Fr.* 1918.

cristallisoir mesurant 22 centimètres de diamètre et garni d'une couche de sable épaisse de 7 centimètres. Suivant l'un des diamètres de ce cristallisoir, je dispose une lame de verre de même hauteur que la couche de sable et qui la sépare en deux parties égales. De part et d'autre, je pratique une excavation profonde de 3 centimètres et d'une superficie de 70 centimètres carrés environ; je recouvre l'une avec une plaque de verre noir et l'autre avec une plaque de verre transparent; je mouille largement le sable de ce côté, celui du côté opposé restant sec, et à l'abri de l'eau grâce à la lame de verre interposée. L'orifice des deux excavations étant tournée dans la même direction, je dépose à égale distance de chacun d'eux une figue coupée en quatre quartiers égaux demeurant attachés ensemble par le pédoncule.

Le cristallisoir ainsi organisé est installé au dehors, sur une table, vers 18 heures. Le lendemain matin, par temps couvert, les Schizophylles sont répartis de la façon suivante : trois sous le verre noir, cinq sous le verre transparent et un sur le fruit. Dans le courant de la matinée, ce dernier individu, va sous le verre noir. Ce résultat indique une indifférence marquée tant à l'humidité qu'à la lumière diffuse. Vers 13 heures, les nuages se dissipent en partie et le soleil vient directement frapper le cristallisoir. *Aussitôt*, quatre des Schizophylles situés sous le verre transparent se mettent en marche, sortent de l'excavation et tournent autour du cristallisoir. Pendant ce temps, les nuages masquent de nouveau le soleil et trois des animaux reviennent sous le verre transparent, tandis que le quatrième continue à aller et venir dans tous les sens, lentement, d'ailleurs. Le cinquième n'a pas bougé.

Le jour suivant, à 8 heures et par temps couvert, les Schizophylles sont ainsi répartis : quatre sur le fruit, deux à l'entrée de l'excavation humide (verre transparent) et trois sous le verre noir, résultat comparable à celui de la veille. Un coup de soleil met en mouvement les quatre individus placés sur le fruit, puis les deux qui sont enroulés sur le sable humide : *tous*, après avoir circulé pendant quelques minutes, finissent par s'engager sous le verre noir.

Je remplace alors le verre noir par un verre transparent, de telle sorte que les deux excavations diffèrent uniquement par l'hu-

midité. Le lendemain à 8 heures, par ciel couvert, sept individus sont enroulés sur le sable humide et deux sous le fruit; l'excavation sèche est vide. A 11 heures, tous les individus se trouvent sous le fruit ; mais, ayant dû m'absenter, je ne sais si ce déplacement résulte d'une variation de l'éclairement. Durant toute la journée la situation reste la même. Elle le restait encore le lendemain à 8 heures : le soleil donne en plein sur le cristallisoir, mais aucun Schizophylle ne bouge. J'enlève alors le fruit et, très rapidement, tous les individus se mettent en mouvement. Bientôt deux d'entre eux s'enroulent en partie, un autre enfonce la tête dans le sable humide et demeure immobile.

Ces faits conduisent nécessairement à penser que le rayonnement solaire très intense produit sur *Schizophyllum mediterraneum* une excitation très violente et l'entraîne à s'éloigner de la source lumineuse. Dans les conditions de l'expérience, je n'ai pu constater si l'axe longitudinal des animaux se plaçait parallèlement à la direction des rayons lumineux. Les Myriapodes allaient dans les directions les plus diverses ; ils n'aboutissaient à l'excavation obscure ou ne s'enfonçaient dans le sable qu'après avoir circulé pendant un assez long temps. L'orientation tropique n'est pas évidente; par contre le phototactisme n'est pas discutable.

L'intensité de l'éclairement joue, en effet, le rôle essentiel. La chaleur n'intervient pas, car l'augmentation de température n'a pas le temps de devenir sensible entre le moment où la radiation solaire frappe le cristallisoir et celui où le déplacement des Schizophylles s'exécute. Le déplacement, du reste, n'a pas lieu, bien que la température augmente, quand les animaux sont placés sous le fruit ni quand, ayant enfoncé leur tête dans le sable, leur corps entier reste exposé en plein soleil. La température ne provoque des mouvements actifs que lorsqu'elle atteint un degré assez élevé. Dans une circonstance où le soleil dardait directement sur l'excavation recouverte d'un verre noir, les 7 Schizophylles qui s'y trouvaient sont sortis au bout de quelques minutes : mais à ce moment la température de l'excavation atteignait et dépassait 40°.

S'agirait-il alors de ce que Loeb appelle *sensibilité différentielle*, et le déplacement des animaux résulterait-il, non d'un

certain éclairement, mais du passage d'un éclairement à un autre, d'une variation d'intensité? A vrai dire, la notion de sensibilité différentielle me paraît reposer sur une confusion, qui consiste à prendre les différences d'intensité pour de simples degrés de l'action d'un même excitant externe. Je n'insiste pas ici à ce sujet; il me suffit de montrer que, la sensibilité différentielle admise, elle n'intervient pas dans le cas qui nous occupe : lorsque je remplace par un verre transparent le verre noir qui ferme l'une des excavations, aucun des 8 individus qui s'y trouvent à ce moment ne fait le moindre mouvement. Cependant, à l'obscurité succède brusquement la lumière, mais la lumière diffuse. Bien mieux, ayant accidentellement déplacé l'un des individus, il se déroule, puis s'enroule à nouveau. Par contre, la lumière éclatante détermine toujours la mise en marche de l'animal, qu'il soit auparavant à l'obscurité ou à la lumière diffuse. J'en ai fait l'expérience, à de nombreuses reprises, en projetant des rayons solaires sur des Schizophylles enfermés dans un tube d'élevage et en train de manger des Lichens.

Ce Myriapode est donc bien un sténophote : la lumière très intense l'excite et l'entraîne vers des régions recevant une lumière d'intensité moyenne. Ce dernier éclairement détermine-t-il des mouvements et est-il un élément nécessaire de l'activité normale de ces animaux? Il est difficile de le savoir dans l'état actuel de nos connaissances. La même question se pose au sujet de tous les animaux sténophotes. Peut-être la lumière provoque-t-elle chez eux aussi, bien qu'à un faible degré, des excitations motrices. L'existence d'animaux dont l'activité commence à l'heure où survient le crépuscule et finit quand la nuit devient complète permettrait de penser que les derniers rayons du soleil jouent un rôle moteur actif.

Les observations que j'ai faites sur les *Gammarus fluviatilis* Rös. [1] donnent à ce sujet quelques indications positives. Ces Amphipodes sont sténophotes très stricts et la lumière diffuse elle-même provoque chez eux des mouvements très actifs.

Toutefois, il ne faut pas oublier qu'en dehors de la lumière,

[1] Etienne Rabaud. Immobilisation réflexe et immobilité simple chez les Arthropodes. *Société de Biologie*, t. 79, 1916.

les excitations de contact, les excitations sensitives et sensorielles de tous ordres déterminent aussi des mouvements.

3. Euryphotes et rayons actiniques.

Le rôle des rayons actiniques ne laisse prise à aucun doute en ce qui concerne les euryphotes.

D'une façon générale, ceux-ci vivent constamment en pleine lumière et leur activité dépend, en partie, de cette lumière. Elle n'en dépend pas toutefois également dans tous les cas, et des distinctions s'imposent. En étudiant l'immobilisation réflexe, j'ai été amené à faire, à cet égard, des expériences comparatives sur l'influence des rayons lumineux dans la production et la durée de cette immobilisation [1]. J'ai constaté, en particulier, que le vernissage des yeux des Libellules et de divers Papillons facilitait l'arrêt du mouvement des ailes, pour une durée variable, lorsqu'on supprimait en même temps des excitations motrices d'un autre ordre, tout spécialement celles que déterminent le frottement des tarses sur un support. Il importe toutefois de remarquer que l'immobilisation ne résulte pas uniquement du vernissage des yeux; le mouvement des ailes est, non pas arrêté, mais affaibli pour un temps seulement, et il ne faut, à cet égard, rien exagérer. Cette action, du reste, est très étroitement liée à l'étendue relative de la surface oculaire. Proportionnellement à la surface du corps, cette étendue est assez considérable chez les Libellules, aussi le vernissage produit-il un effet marqué. L'effet diminue chez les Acridiens, surtout chez les Locustiens, dont les yeux sont proportionnellement très petits. Il faut donc se garder d'attribuer exclusivement à la lumière les excitations motrices qui déterminent l'activité normale des euryphotes.

De plus, même lorsque la lumière solaire joue un rôle prédominant, toutes les radiations n'interviennent pas au même degré. On s'en convainc en observant le comportement de certains Papillons aux diverses heures de la journée. *Lycœna argus* est, à ce point de vue, tout à fait instructif. Cet Insecte vole à partir du moment où le soleil s'élève au-dessus de l'horizon, il vole sans

[1] Etienne Rabaud. L'immobilisation réflexe par renversement simple. *Bul. Soc. Zool, Fr.* 1917.

répit, se posant fréquemment et pour une courte durée chaque fois. Son activité diminue, puis cesse, dès que le soleil commence à baisser. En août, par exemple, à partir de 17 heures et par temps clair, alors que le soleil est encore assez haut, que la température demeure élevée, les Lycènes se posent sur une tige ou sur une fleur, ouvrent et ferment leurs ailes plusieurs fois d'un mouvement lent, tournent et retournent en divers sens et finalement s'immobilisent. Ils prennent tous la même position, l'axe du corps oblique sur l'horizon, la tête en bas. Quant à leur orientation, elle n'a rien de fixe. Souvent plusieurs d'entre eux sont groupés sur un même capitule d'*Eryngium* ou sur une touffe de Graminées, chacun occupant un plan vertical différent. On ne peut dire qu'à ce moment la lumière détermine leur orientation : elle n'a plus, à ce point de vue, aucune action sur eux, les uns regardent vers le soleil, les autres regardent dans la direction opposée, d'autres encore dans des directions perpendiculaires ou obliques.

Assurément, on peut prétendre que, vers 17 heures, les Lycènes atteignent leur période de repos quotidien, que l'activité de la journée entraîne de la fatigue. Nous aurions tort de considérer ces éléments comme entièrement négligeables. Je remarque, toutefois, que, dans les premiers instants où cesse leur activité, les Papillons réagissent vivement à toute excitation : pour peu que l'on déplace l'air autour d'eux, ils s'envolent et vont reprendre position à quelque distance. Mais je remarque aussi que la réaction s'affaiblit à mesure que le temps s'écoule ; je remarque en outre, que ces mêmes Papillons se comportent d'une manière tout à fait analogue, quelle que soit l'heure de la journée, quand le soleil, masqué par les nuages, ne laisse passer qu'une lumière diffuse. La lumière joue donc un rôle moteur évident.

Or, au moment où les Lycènes commencent à s'immobiliser dans une position qu'ils garderont jusqu'au lendemain, les radiations qui parviennent jusqu'à la Terre ne sont plus au complet. Les plus réfrangibles d'entre elles, violettes et ultra-violettes, font défaut, et ce sont précisément elles qui exercent sur la matière vivante l'action la plus vive. C'est une action mortelle à forte intensité ; c'est une action simplement motrice à faible intensité : Récemment encore Laurent Raybaud [1] établissait avec beaucoup

(1) Laurent Raybaud Influence du milieu sur les Mucorinées. *Thèse Fac. Sc, Paris*, 1911.

de précision, en ce qui concerne les Mucorinées, que si la lumière blanche dépouillée des rayons ultra-violets possède une incontestable action motrice, la présence des ultra-violets augmente sensiblement cette action. Aucun doute ne paraît donc permis sur les rapports de l'activité normale des animaux euryphotes et l'excitation due à une certaine intensité de la lumière blanche, cette intensité dépendant davantage de la qualité que de la quantité des rayons.

Ces effets ne sont pas spéciaux aux seuls animaux. Un très grand nombre de plantes sont également euryphotes et leurs fleurs s'épanouissent surtout à la pleine lumière. Quelques-unes, ont une sensibilité très grande aux variations de l'intensité. Les fleurs des Gentianées, par exemple, se ferment dès qu'elles ne reçoivent plus directement les rayons solaires. J'ai fait l'expérience avec *Chlora perfoliata*, *Erythræa centaurium*, *E. pulchella* (1) ; l'épanouissement ou la fermeture s'effectuent en quelques minutes et on peut les provoquer plusieurs fois de suite, même avec des plantes coupées depuis plusieurs heures, en les portant alternativement à l'ombre et au soleil. D'autres plantes se comportent certainement de la même manière. Les fleurs de *Catananche cærulea*, en particulier, sont généralement fermées dès 16 heures en plein été, et à toute heure quand le ciel est couvert (2). Il resterait à connaître par quel mécanisme ces mouvements se produisent sous l'influence de la lumière (3).

4. Tropismes et tactismes. Excitations sensitives et sensorielles.

L'action de la lumière sur les animaux euryphotes libres soulève une question nouvelle. Que cette action contribue à déter-

(1) Etienne Rabaud. L'action de la lumière sur les Gentianées. *Feuille des jeunes naturalistes*, t. 38, 1908

(2) L'expérience ne réussit pas avec *C. cærulea* sur des fleurs coupées.

(3) Il doit exister aussi des végétaux sténophotes, au moins pour les faibles intensités ; mais, en ce qui les concerne, les observations ou les expériences se compliquent, car il faut tenir compte de la transpiration que provoque la chaleur due au plein soleil. C'est, tout spécialement, le cas d'*Œnothera biennis* qui s'ouvre à l'ombre et pendant la nuit. La plante entière se flétrit, comme je l'ai constaté, dès qu'elle se trouve au soleil.

miner des mouvements, nous n'en pouvons douter : détermine-t-elle, en même temps, la direction de ce mouvement? Le tropisme va-t-il de pair avec le tactisme?

Si nous prenons le mot tropisme dans son sens précis d'orientation par rapport à un excitant donné, l'observation prolongée des euryphotes libres prouve, sans discussion, qu'ils ne s'orientent pas vers la lumière. Les Lycènes, pour préciser, ne volent pas seulement dans la direction du soleil, ils volent dans tous les sens, tournent le dos aux rayons solaires, vont vers eux ou perpendiculairement à eux. G. Bohn a d'ailleurs constaté que d'autres Papillons diurnes, *Epinephele jurtina*, *Vanessa io*, *V. cardui*, *V. urticæ* se posent sur les fleurs d'*Eryngium* le corps orienté dans des directions variées, mais de telle sorte que les yeux ne font pas face au soleil [1]. Tous ces Papillons, néanmoins, aussi bien que les Lycènes, restent constamment dans les régions les plus éclairées, leur phototropisme ne peut être que positif et il faut alors comprendre le phénomène de la façon suivante. La pleine lumière provoque des mouvements chez ces Papillons et les attire : elles les oriente donc. Mais une fois dans le milieu éclairé, il n'y a plus d'orientation et les excitations lumineuses n'ont d'autre effet que de provoquer des mouvements. Dès lors, il est assez oiseux de se demander, avec Radl, pourquoi les Insectes ne volent pas constamment vers le soleil [2]. Dans les zones de plein soleil, la lumière a son intensité maximum, car cette intensité ne change pas d'une manière appréciable pour quelques mètres de différence, étant donnée la distance de la Terre au Soleil. Les excitations que reçoit l'animal sont sensiblement égales de toutes parts et une orientation quelconque devient naturellement impossible. L'intensité changerait-elle, qu'il serait facile de répondre à la question de Radl, sans invoquer, comme le fait Loeb, « une excitabilité chimique très prononcée qui les ramène vers la terre » ou l'abaissement de la température dans les régions élevées. Loeb, du reste, n'a-t-il pas admis que « la lumière elle-même semble avoir une influence sur le sens de l'héliotropisme » [3]? Et n'en pourrait-on pas déduire que, pour une cer-

(1) Georges Bohn. *a*) Diverses manières dont les Papillons butinent sur les capitules des *Eryngium*. *Bul. Soc ent Fr.* 1907. *b*) Le vol des Papillons, *ibid.*, 1907.
(2) J. Loeb. *Le Dynamisme des phénomènes de la vie*. 1908, p. 251.
(3) J. Loeb. *Op. cit.*, p. 245.

taine intensité, l'héliotropisme positif des euryphotes change de sens ? N'oublions pas, en outre, que, si légers soient-ils, les Insectes subissent, comme tous les corps, l'effet de la pesanteur ; enfin, ils ne sont pas insensibles à la raréfaction de l'oxygène.

Toutes ces influences s'opposeraient, s'il en était besoin, à l'ascension des Insectes au-delà d'une certaine limite. Mais, en réalité, elles n'interviennent nullement comme antagonistes d'une attraction qu'exercerait une lumière très intense. Dans le milieu d'éclairement maximum, la lumière n'exerce que des excitations motrices sans orientation spéciale ; si donc l'Insecte va d'un côté plutôt que d'un autre, c'est sous l'influence d'excitations d'une nature différente. Pour peu que l'on observe les déplacements d'un animal quelconque, on se rend compte de l'extrême complexité des influences qui le dirigent. Tout d'abord entrent en jeu les diverses excitations sensitives. L'égalité de l'éclairement n'exclut aucune d'elles : ni les variations de température, ni celles de l'état hygroscopique, ni du déplacement de l'air. Ainsi, dans un sentier tracé à flanc de montagne, en direction générale est-ouest, où j'ai fait des observations renouvelées, les Papillons volent constamment en plus grand nombre dans certains secteurs que dans certains autres, et ces secteurs ne sont pas tous les jours les mêmes. Au gré des sinuosités, et en fonction du vent dominant, sans que l'éclairement change, la température est plus élevée ici que là, l'humidité due au voisinage des sources et des ruisselets augmente ou diminue.

Chez certains euryphotes, même, l'état hygroscopique joue parfois un rôle prépondérant. Nombre d'Araignées du groupe des Thomisides vivent, on le sait, en plein soleil sur des plantes variées et leur activité dépend, en grande partie, de l'intensité de l'éclairement. Il s'ensuit que ces Araignées supportent souvent, tout en demeurant immobiles, une température très-élevée. Pour certaines d'entre elles, cependant, la lumière ne détermine pas seule leur stationnement sur une plante ou une autre ; quand elles se déplacent, elles ne s'arrêtent pas n'importe où. Sans sortir des zones éclairées au maximum, elles vont dans celles qui sont, en outre, relativement humides. Tandis que *Thomisus onustus* Clerck, par exemple, stationne en plein soleil dans une région quelconque, *Misumena*

vatia WALK stationne également en plein soleil, mais dans les régions humides.

Toutefois, il n'y a pas que les excitations sensitives dont il faille tenir compte. Les excitations sensorielles ont une importance considérable : olfactives, gustatives, auditives, sans négliger les visuelles, ni les excitations sensitives et sensorielles dont nous pouvons soupçonner l'existence sans en comprendre clairement la nature. Les biologistes ne reconnaissent pas toujours l'importance de ces diverses excitations dans le comportement des organismes. Parfois, sans aucun doute, l'action des rayons lumineux l'emporte sur une action contraire, celle, par exemple, d'une substance alimentaire : LOEB l'a nettement montré pour les chenilles d'*Euproctis chrysorrhœa* ; j'ai constaté, pour ma part, que les jeunes chenilles de Zygènes obéissent davantage à une influence géotropique qu'à celle de la plante nourricière. Mais, dans bien des circonstances, ces mêmes influences physiques sont, pour l'animal, purement motrices, elles ne sont pas directrices ; l'orientation du déplacement est alors d'ordre sensoriel. L'Insecte qui revient à son nid, par exemple, est dirigé, au moins en partie, par la configuration des lieux et par une sorte de sens musculaire, une mémoire motrice, qui ne paraît pas avoir d'équivalent chez l'Homme. Ch. FERTON a mis en valeur le fait de la reconnaissance des lieux, au moyen de bons arguments expérimentaux [1], et j'en ai fourni récemment une irréfutable démonstration [2] : une Ammophile creuse un terrier dans une excavation de mur ; par instants elle s'interrompt et va au dehors rejeter les déblais, sous forme d'une boulette de terre. Chaque fois, elle sort dans la même direction et parcourt sensiblement la même distance (60 cm. à 1 m.) ; elle revient en ligne droite en suivant, au retour, le chemin suivi à l'aller. En posant sur les bords de l'excavation, et de manière qu'elles ne fassent point saillie au dehors, des touffes de plantes, je modifie les dimensions de l'ouverture pendant que l'Ammophile s'éloigne : au retour, elle s'arrête pendant un temps d'une durée à peine

[1] Ch. FERTON. Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs. 4e Série. *An. Soc. ent. Fr.*, 1908.

[2] Etienne RABAUD. Observations et expériences sur *Ammophila heydeni*. *An. Soc ent. Fr.* 1918.

appréciable, puis traverse la touffe et va droit au terrier. A un moment donné, et pendant que l'Ammophile s'éloigne, j'appuie sur le mur, à côté de l'excavation et immédiatement contigue à l'un des angles inférieurs, une canne à bec de corbin, celui-ci proéminent en avant. L'Ammophile, à son retour, plane devant l'excavation pendant quelques secondes, mais au lieu d'entrer, elle s'envole et disparaît. Je supprime la canne. L'Ammophile revient au bout de 30 minutes, pénètre d'emblée dans l'excavation, et recommence à creuser : pendant ce temps, je remets la canne à la même place. Peu après l'Ammophile sort, passe sur le bec de corbin sans dévier, jette une boulette de terre, se retourne, revient directement vers le mur et, de nouveau, à quelques centimètres de l'excavation, vole sur place devant l'ouverture, puis finalement s'éloigne et disparaît.

Force nous est bien d'admettre ici que l'influence qui ramène l'Ammophile vers le mur et dans l'excavation ne dépend pas des excitations lumineuses, ni d'un tropisme quelconque. A partir du moment où il a lâché sa boulette de terre, l'Insecte reprend très exactement le chemin de l'aller : il s'agit alors de mémoire motrice ; puis, arrivé à courte distance du mur, l'image des alentours de l'excavation, image sensorielle, intervient à son tour et le guide. Peut-être, les excitations lumineuses jouent-elles un rôle, mais alors à titre purement moteur, provoquant des mouvements ne les orientant pas.

Du reste, dans ce comportement de l'Ammophile, bien d'autres excitations entrent en ligne de compte dont il serait malaisé de faire actuellement l'analyse. Et nous constatons, une fois de plus, que l'activité normale des animaux résulte d'un ensemble complexe d'influences qui se combinent de toutes les manières, sans que l'on puisse dire que la lumière les domine ou ne les domine pas à un moment ou à un autre.

5. Les euryphotes nocturnes

Partant de là, pourrons-nous comprendre le comportement, paradoxal en apparence, d'animaux que la lumière attire et qui ont, cependant, une activité exclusivement nocturne ? Le Papillon qui se précipite vers la flamme brillante des lampes en est l'exemple le plus connu et le plus frappant. Que ces animaux

soient euryphotes, cela ne paraît guère douteux. Ce n'est pas une source lumineuse de faible intensité qui les attire, mais une lumière très éclatante, y compris la lumière solaire, comme Loeb l'a montré pour *Eriogaster lanestris*. Ils pourraient aussi bien, semble-t-il, vivre au grand jour, tout au moins à la lumière diffuse. Cette opposition entre les propriétés et le comportement intrigue depuis longtemps les biologistes, sans qu'ils aient fait, pour la résoudre, un effort véritable. Suivant Loeb « il s'agit, chez les Papillons, d'un phénomène qui se retrouve chez beaucoup de plantes : le *retour périodique* d'un état de repos, qui coïncide, chez les uns avec les heures du jour, chez les autres avec celles de nuit ». Cette explication ressemble étonnamment à une tautologie, car le tout est précisément de savoir comment l'activité des euryphotes cesse la nuit pour les uns et le jour pour les autres. Qu'il y ait un rythme, on n'en disconvient pas; mais on penserait volontiers que ce rythme dépend de la lumière et qu'il devrait être le même pour tous les organismes qui se comportent de façon analogue vis-à-vis de la lumière. Le phénomène est évidemment incompréhensible, si l'on envisage l'interaction de ces organismes avec un seul agent externe. On parvient, au contraire, à ébaucher son analyse, si on envisage l'interaction totale de l'organisme avec le milieu.

Le rôle important appartient aux influences thermiques et hygroscopiques ; Loeb lui-même a indiqué que la température et l'hydratation pouvait changer le sens de l'héliotropisme. Ce processus, il est vrai, ne fournirait pas une solution complète du problème, car les Lépidoptères qui viennent aux lampes tournent généralement autour presque indéfiniment; en apparence, leur tropisme ne subit donc aucun changement appréciable du fait de la température dégagée par la lampe. On remarque, néanmoins, qu'ils ne demeurent pas constamment à la même distance de la source lumineuse. Sans s'en écarter d'une façon considérable, ils s'en éloignent un peu et reviennent presque aussitôt. Si le tropisme ne change pas, une influence nouvelle intervient cependant et le processus peut se comprendre ainsi : la lumière d'une lampe dégage relativement peu de chaleur, de sorte qu'au moment où le Papillon arrive à son contact, la

(1) Loeb. *Op. cit.*, p. 243.

lumière seule intervient. Mais au bout d'un moment la chaleur dégagée commence à se faire sentir, elle excite le Papillon et le refoule, sans que, pour cela, l'héliotropisme ait nécessairement changé de sens : la lumière ne cesse pas d'attirer l'Insecte, tandis que la chaleur le repousse ; il est euryphote, il est aussi sténotherme, et la sténothermie s'associe souvent chez lui à l'hygrophilie.

Cette interprétation n'est pas purement théorique, elle repose sur un fait expérimental. Récemment, en effet, Lucienne Dehorne [1] a montré qu'une Annélide, *Myrianida pinnigera*, supporte, à l'ombre, une température de 22°, tandis qu'à la même température, mais au soleil, elle éclate. Assurément, la Myrianide est sténophote ; on ne peut dire, toutefois, qu'elle soit en même temps sténotherme, et le résultat de l'expérience doit s'exprimer en disant que la sensibilité à la température varie en fonction de l'éclairement.

On est donc amené à penser qu'un certain nombre d'animaux nocturnes se comportent d'une manière comparable ; ils sont euryphotes, peut-être aussi sont-ils eurythermes, mais leur euryphotie ne se manifeste que dans des conditions de température bien déterminées.

Cette explication ne vaut probablement pas pour tous les euryphotes nocturnes. Pour nombre d'entre eux, la température n'intervient que d'une manière indirecte, en provoquant une déshydratation plus ou moins rapide et plus ou moins intense. F. Picard [2] a fait remarquer que les Insectes qui se prennent aux pièges lumineux sont à peu près exclusivement des hygrophiles, voire des aquatiques. On s'explique alors fort bien qu'une source lumineuse qui ne dégage qu'une faible température les attire, tandis que le grand soleil les repousse.

Bien entendu, l'existence d'un rythme ne soulève aucune discussion ; mais ce rythme ne suffit pas pour rendre compte du mode d'activité d'un animal, car c'est précisément ce mode d'activité que nous appelons rythme. Or, les observations et les

(1) Lucienne Dehorne. Comportement des formes agames et sexuées de la Myrianide. *Bull. Biol. France et Belgique*, t. 52, 1918.

(2) François Picard. Hygrophilie et phototropisme chez les Insectes. *Bul. Sci. France et Belgique*, t. 46, 1912.

expériences renouvelées de Gamble et Keeble, de Bohn, de Piéron et autres sur les *Convoluta* et les Phasmes prouvent que ce rythme tire son origine des conditions externes ; le rythme disparaît au bout d'un temps si les conditions deviennent uniformes. Il faut donc rechercher celles de ces conditions qui provoquent le repos diurne chez les animaux euryphotes : l'interférence de la température et de l'éclairement, la déshydratation des tissus nous donnent une explication plausible.

Cela ne veut pas dire qu'elle convienne à tous les cas. D'autres organismes, également euryphotes ont une activité nocturne, alors que la température n'entre pas en ligne de compte. Tels sont les Phasmes et, tout spécialement, *Carausius morosus*. Cet Insecte vit en toutes saisons, et, en toutes saisons il conserve le même rythme, quelle que soit la température. A son sujet, cependant, tous les observateurs s'accordent : la lumière l'attire, mais elle exerce en même temps sur lui une action paralysante [1]. Par suite, en même temps qu'il est orienté vers une source éclairante, l'animal est fixé sur place : le tropisme et le tactisme sont, chez lui, nettement dissociés.

6. Conclusion.

Ainsi, le rôle de la lumière dans le comportement des organismes ne se ramène pas à une formule simple. Non seulement les organismes ne se divisent pas uniquement en deux catégories, dont l'une supporte bien les divers éclairements et dont l'autre n'en supporte aucun, mais encore, pour un éclairement donné, le résultat change suivant les organismes. Tandis que, pour les uns, une certaine intensité et une certaine qualité de lumière déterminent une orientation et des déplacements, pour d'autres, ils déterminent une inactivité plus ou moins complète. De plus, les mouvements que la lumière provoque ne sont pas toujours et nécessairement orientés. Assurément, les tropismes purs ont leur importance, mais, en ce qui concerne spécialement les animaux, la lumière ne provoque pas inévitablement un effet de tropisme. Souvent elle détermine une simple excitation motrice,

[1] Henri Piéron. A propos de la catalepsie des Phasmes. *Société de Biologie*, t. 74, 1913.

et la direction des déplacements dépend d'excitations d'un autre ordre. La direction que suit un animal donné résulte d'interférences complexes dues à tout un ensemble d'excitations sensitives et sensorielles, sans excepter les excitations d'origine organique, conséquences du métabolisme dont l'animal est le siège. Les effets de ces excitations s'additionnent, se neutralisent ou changent de sens ; et l'observateur doit faire appel à une analyse rigoureuse s'il veut éviter de prendre la résultante de ces interactions pour l'effet direct d'une seule excitation.

L. G SEURAT

CONTRIBUTIONS NOUVELLES A L'ÉTUDE DES FORMES LARVAIRES DES NÉMATODES PARASITES HÉTÉROXÈNES

SOMMAIRE

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LES LARVES DES NÉMATODES.
DESCRIPTION DES LARVES DES **SPIRURIDAE** ET DES **ACUARIIDAE**.
Spiruridæ : *Gongylonema brevispiculum* Seurat. — *Hartertia zorillæ* n. sp.. — *Tropidocerca spiralis* Seurat. — *Tropidocerca fissispina* (Dies.). — *Arduenna strongylina* (Rud).
Acuariidæ : *Physaloptera abbreviata* (Rud.). — *Proleptus obtusus* (Dujardin). — *Acuaria laticeps* (Rud.).
CATALOGUE DES LARVES DES NÉMATODES PARASITES HÉTÉROXÈNES.
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

Dans un précédent Mémoire (1916, *f*) nous avons suivi le développement de quelques Nématodes appartenant aux familles des *Acuariidæ* et des *Spiruridæ* et essayé de dresser un catalogue des larves des parasites hétéroxènes ; le présent travail a pour objet d'apporter quelques nouvelles contributions à la connaissance des formes larvaires des Nématodes.

Considérations générales sur les larves des Nématodes.

Dans notre précédente étude, nous avons montré que chez certains Nématodes (Physaloptères) les différences morphologiques externes entre larves et adulte sont très faibles, l'évolution se bornant à de simples phénomènes de croissance et au développement des organes génitaux, tandis que chez d'autres ces différences sont très grandes, en sorte qu'au moment de la troisième mue il se produit une véritable métamorphose. Ces diffé-

rences morphologiques entre les larves et l'adulte tiennent à l'existence d'organes transitoires dont les uns sont purement adaptatifs, tandis que d'autres doivent être considérés comme ayant une réelle valeur au point de vue phylogénique ; il nous paraît donc utile d'insister sur la nature de ces organes.

a) *Organes adaptatifs propres aux larves.* — Parmi les organes adaptatifs propres aux larves, il convient de citer en premier lieu l'aiguillon céphalique des larves (du premier stade) des Spiroptères, aiguillon destiné à faciliter leur passage à travers la paroi intestinale de l'hôte intermédiaire, en l'espèce un Insecte coprophage ; l'aiguillon céphalique ventral de beaucoup de larves encapsulées d'Ascarides ; la longue pointe caudale effilée des larves enkystées (fin du second stade) du Strongle filicol, pointe dont la longueur atteint le tiers de celle du corps, la larve du troisième stade ayant, par contre, une queue très courte (fig. 1).

Les larves encapsulées des Spiroptères sont, comme nous l'avons vu précédemment, caractérisées par la conformation de la queue : celle-ci, rarement digitiforme et à cuticule lisse

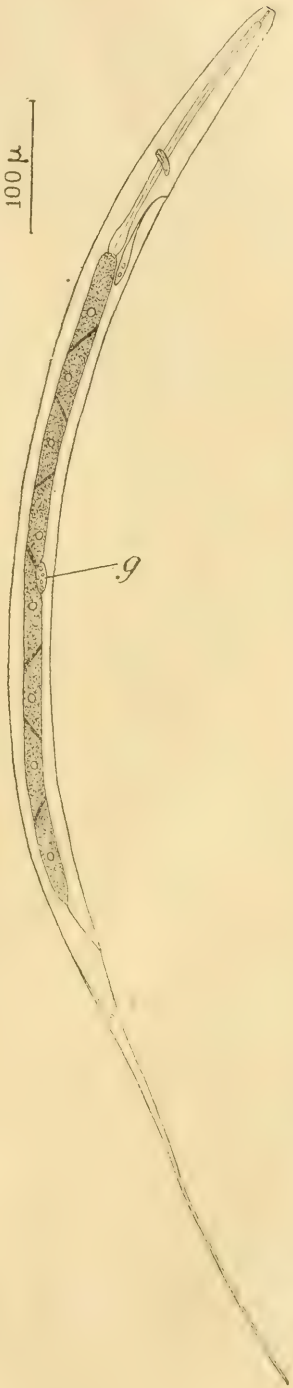


Fig. 1. — *Nematodirus filicollis* (Rud.). — Larve enkystée, dessinée sur le vivant, montrant la longue pointe caudale ; *g*, rudiment génital.

(*Gongylonema scutatum* Mueller) est, le plus souvent, ornée de pointes, petites et peu nombreuses chez le *Gongylonema brevispiculum* Seurat, grandes, dressées et groupées à l'extrémité chez les larves du *Protospirura numidica* Seurat, du *Spirura gastrophila* (Mueller) et du *Tropidocerca fissispina* Diesing. La particularité la plus marquante des larves encapsulées du troisième stade du *Spirocerca sanguinolenta* (Rud.) et du *Physocephalus sexalatus* (Molin) réside dans l'existence d'un bouton caudal, nettement individualisé, couvert de fines et nombreuses pointes, bouton qui n'existe pas au stade précédent et qui, d'autre part, disparaît avec la dépouille de la troisième mue, la queue des larves du quatrième stade ayant la conformation de celle de l'adulte; les *Arduenna* [*A. strongylina* (Rud.)] ont le même bouton caudal nettement individualisé, mais inerme, à surface lisse (fig. VI). Dans d'autres formes, les aiguillons ne sont plus limités à la région caudale, mais distribués sur presque toute la longueur du corps : il en est ainsi chez le *Thelandros echinatus* (Rud.) qui doit d'ailleurs son nom spécifique à ce que la larve femelle du quatrième stade a été décrite comme une forme particulière (*Ascaris echinata* Rud. 1819) longtemps avant l'adulte ; chez cette larve, le corps est orné, à partir du quart antérieur de sa longueur, de nombreuses rangées transversales d'aiguillons qui s'étendent au delà de l'anus, jusqu'à l'origine du mucron caudal terminal ; cette cuticule hérissée d'aiguillons est rejetée au moment de la quatrième mue et fait place à une cuticule lisse, simplement marquée de stries transversales (Seurat, 1917, *e*). Chez d'autres Nématodes, les organes adaptatifs larvaires sont représentés par deux ailes latérales qui naissent à peu de distance de l'extrémité céphalique et courent vers l'arrière sur une longueur variable : chez la larve enkystée (second stade) du *Maupasina weissi* (Seurat) elles s'étendent jusque dans la région caudale ; ces ailes sont d'ailleurs rejetées avec la dépouille exuviale au moment du passage dans le tube digestif de l'hôte (Macroscélide) et n'existent plus chez les larves des troisième et quatrième stades, pas plus que chez l'adulte (fig. II, 1, 2, 3). Les larves de l'Ascaride de la Grenouille (*Porrocæcum numidicum* Seurat), celles du *Camallanus microcephalus* (Duj.), des *Protospirura* et des *Spirura* [*S. gastrophila* (Mueller)] présentent également des ailes laté-

rales alors que les adultes en sont dépourvus ; par contre, celles du troisième stade du *Physocephalus sexalatus* (Molin) encapsulées chez les Coléoptères coprophages et celles des Gongylonèmes sont privées d'ailes latérales tandis que l'adulte en est pourvu.

Certains Nématodes présentent les mêmes organes adaptatifs

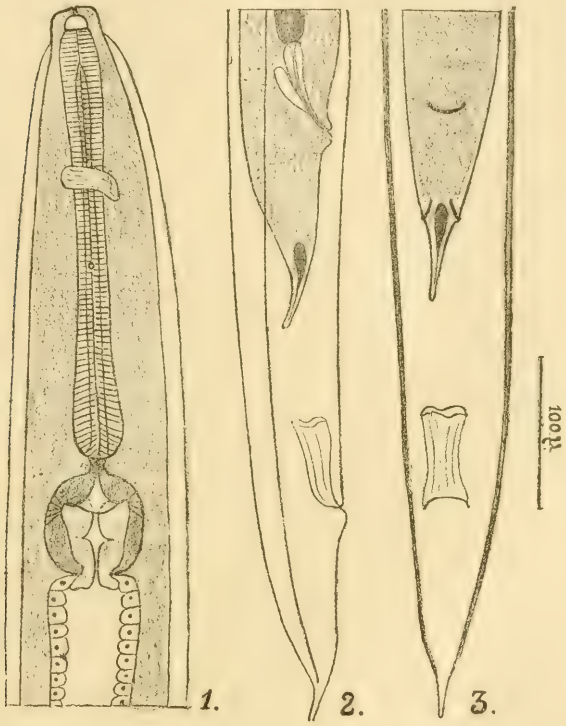


Fig. II. — *Maupasina weissi* Seurat, larve enkystée de la fin du second stade, montrant les ailes latérales.

1, extrémité antérieure de la larve vue par la face ventrale ; 2, extrémité postérieure vue de profil, au moment de la mue ; 3, la même, vue par la face ventrale.

chez les larves et chez l'adulte : il en est ainsi chez le Spiroptère de la Genette (*Habronema nouveli* Seurat) où la larve et l'adulte présentent la même forme de la queue, tronquée et couverte d'aiguillons ; d'autre part, nous avons signalé l'apparition chez la larve du quatrième stade du *Spirura gastrophila* (Mueller)

d'organes adaptatifs (repli cutané ventral) propres à l'adulte et servant à la fixation.

Les organes larvaires que nous venons de mentionner ne peuvent donner que des indications d'une valeur très faible au point de vue phylogénique ; il en est tout autrement pour d'autres organes également adaptatifs, les cordons cutanés des *Acuaria*, ainsi que nous avons pu l'observer récemment chez le Dispharage des Rapaces [*Acuaria laticeps* (Rud.)]. L'adulte de ce Dispharage est caractérisé, comme on le sait, par l'existence de cordons cutanés qui, partant de la base d'insertion des lèvres buccales descendent le long des lignes latéro-dorsales et latéro-ventrales, au delà de l'anneau nerveux, se replient en anse et remontent sur les faces latérales où ils s'unissent, à la hauteur du tiers postérieur de la cavité buccale ; ces cordons cutanés existent, avec la même disposition, chez la larve du quatrième stade. La larve du troisième stade présente également des cordons cutanés, mais d'une conformation toute différente qui rappelle celle qui est réalisée chez l'*Acuaria anthuris* (Rud.) et chez l'*Acuaria tarentolae* Seurat : ils se présentent sous la forme de deux cordons droits descendant le long des lignes latéro-dorsales et latéro-ventrales et se terminant brusquement à la hauteur de la région initiale de l'œsophage. Cette différence morphologique des cordons cutanés a d'ailleurs été observée sur une larve de la fin du troisième stade, sur le point de subir sa troisième mue et montrant sur chacune des deux cuticules superposées des troisième et quatrième stades les deux sortes d'ornementation cutanée (fig. X, 1, 2).

Nous avons précédemment (1916, *d*) émis l'opinion, en nous basant sur des considérations tirées de la morphologie générale, que les *Acuaria* à cordons droits [*Acuaria anthuris* (Rud.)] étaient les plus primitifs des Dispharages, les Dispharages à cordons récurrents anastomosés (*Synhimantus*) ou non (*Dispharynx*) constituant deux rameaux indépendants, issus de ceux-ci. Cette hypothèse se trouve vérifiée de la façon la plus évidente par la connaissance de l'ornementation cuticulaire des larves de l'*Acuaria* (*Synhimantus*) *laticeps* (Rud.).

b) *Organes larvaires phylétiques.* — Un certain nombre de larves présentent, surtout dans leur organisation interne, des caractères transitoires qu'on peut considérer comme primitifs,

ayant par conséquent une réelle valeur au point de vue phylogénique ; l'exemple le plus connu est celui de l'œsophage rhabditiforme, à double bulbe, le second pourvu d'un appareil denticulaire, des larves du premier stade de certains Strongles.

L'étude de l'évolution du *Falcaustra lambdiensis* Seurat nous en fournit un autre exemple : le proventricule (bulbe à clapets) de la larve du troisième stade présente une disposition tout à fait semblable à celui de la plupart des Oxyuridés ; le proventricule de la larve du quatrième stade et de l'adulte présente au contraire une forme toute différente et ressemble à une gourde de pèlerin.

Les organes génitaux permettent de faire des constatations similaires, soit qu'on considère le développement des tubes génitaux (femelles), soit celui de l'ovéjecteur.

Les tubes génitaux femelles, dont l'ébauche est particulièrement nette chez les larves du troisième stade des Gongylonèmes se présentent, à cet âge, sous la forme d'un massif cellulaire affectant la forme d'un clou de girofle, appliqué contre la face ventrale de l'intestin, vers le quart postérieur de la longueur du corps ; ce massif, dont le grand axe est dirigé suivant l'axe longitudinal du corps, comprend deux cellules terminales plus volumineuses, à gros noyau, trois cellules moyennes et une cellule ventrale accolée à ces dernières, adhérente à la paroi ventrale du corps et qui représente la première ébauche de la trompe (fig. III, 1). Ce massif cellulaire, qui reste en cet état pendant la plus grande partie de l'existence larvaire évolue rapidement à la fin du troisième stade : chez une larve de *Falcaustra lambdiensis* Seurat de cet âge (longueur 3 mm. 265), l'ébauche génitale est en forme de T à branche impaire très courte ; celle-ci représente la trompe, tandis que les branches paires, opposées, mesurant chacune 150 μ de longueur, constituent les deux tubes génitaux encore indifférenciés (fig. III, 2). Chez une larve plus âgée, du quatrième stade (longueur 4 mm. 570) les tubes génitaux se sont allongés, mesurant chacun 600 μ et repliés en U vers le milieu de leur longueur, en sorte que leurs extrémités libres, occupées par une grosse cellule, arrivent presque en contact (fig. III, 3) ; les tubes génitaux ont ainsi, à cette phase de leur développement, la disposition qui est réalisée, à

l'état adulte, chez la plupart des Nématodes libres, c'est-à-dire chez des formes primitives.

L'étude du développement de l'ovéjecteur du *Spirocerca sanguinolenta* (Rud.) montre également une complication progres-

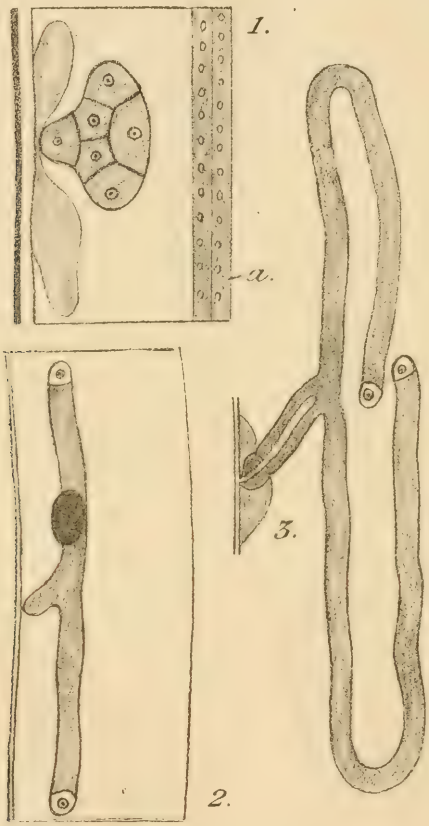


Fig. III. — Organes génitaux des larves.

1, ébauche génitale d'une larve femelle du 3e stade de *Gongylonema scutatum* (Mueller); *a*, aire latérale ; 2, ébauche génitale d'une larve de la fin du second stade de *Falcaustra lambdiensis* Seurat ; 3, ébauche génitale d'une larve du 4e stade du même Nématode.

sive et des états transitoires réalisés chez l'adulte de formes moins évoluées, les *Protospirura* notamment. L'ovéjecteur cuticulaire si différencié du Spiroptère du Chien apparaît, chez la larve du quatrième stade comme une simple invagination de la

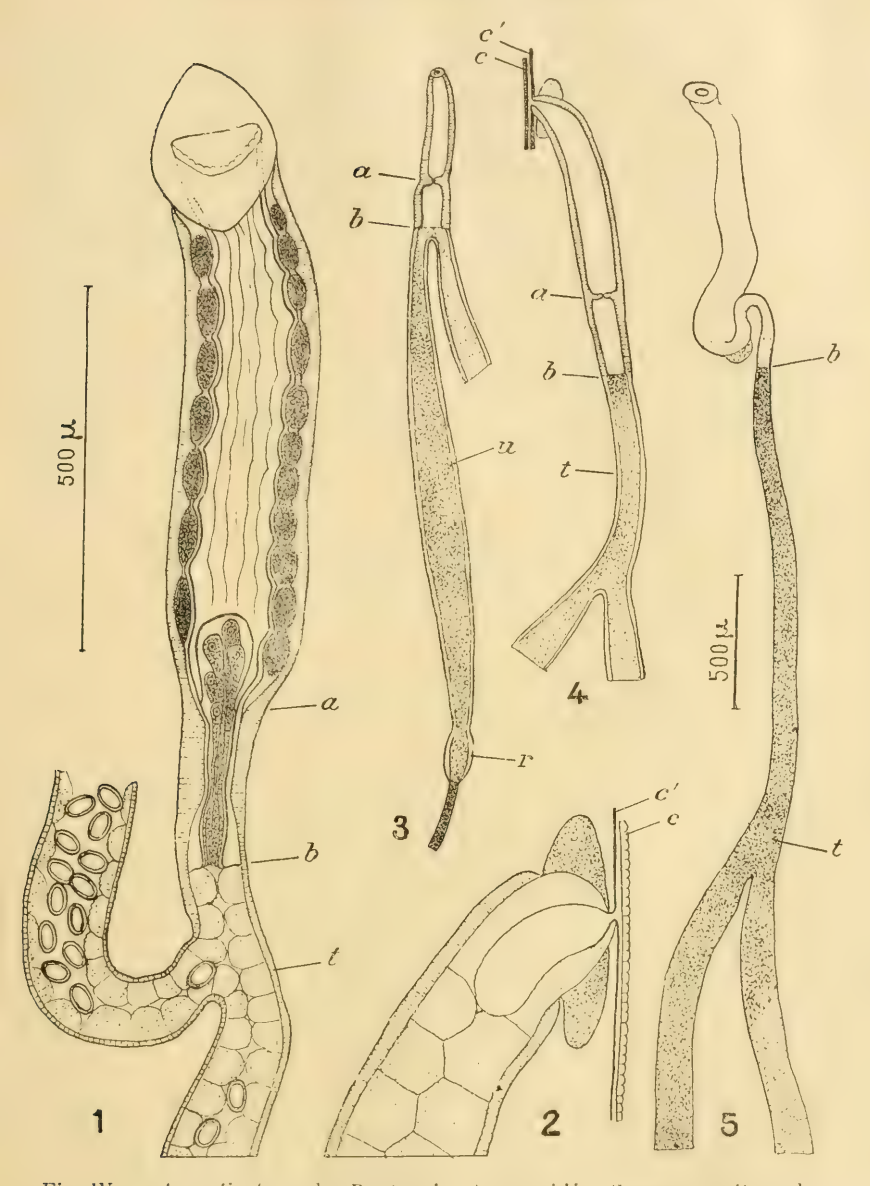


Fig. IV. — 1, ovéjecteur du *Protospirura numidica* Seurat ; *a*, étranglement correspondant à la limite inférieure du vestibule ; *b*, limite du sphincter et de la trompe ; *t*, trompe ; 2 à 4, développement de l'ovéjecteur du *Spirocerca sanguinolenta* (Rud.) ; *a*, limite du vestibule et du sphincter ; *b*, limite du sphincter et de la trompe ; *c*, cuticule larvaire ; *c'*, cuticule définitive ; *u*, utérus ; *r*, réceptacle séminal. 5, ovéjecteur de l'adulte. *L'échelle placée à gauche du cliché se rapporte aux fig. 1, 3, 4 ; celle placée à gauche de la fig. 5 se rapporte à celle-ci.*

cuticule définitive (adulte) ; à un stade plus avancé, réalisé chez une larve de 12 mm. de longueur, le vestibule et le sphincter sont indiqués et en relation avec une trompe impaire très courte (fig. IV, 3) ; à cet état, l'oviéjecteur du *Spirocerca sanguinolenta* présente la plus frappante analogie avec celui du *Protospirura numidica* Seurat. Cet oviéjecteur arrive à sa forme définitive par l'allongement de la trompe impaire et par une double courbure en S au niveau de la limite du vestibule et du sphincter (fig. IV, 4, 5).

Les considérations qui précèdent montrent l'intérêt de l'étude des larves des Nématodes et le parti qu'on peut en tirer pour la phylogénie ; malheureusement nos connaissances sur ces larves présentent encore bien des lacunes.

Description des larves encapsulées des « Spiruridae » et des « Acuariidae ».

Fam. **Spiruridae** (Seurat emend.).

Genre *Gongylonema* Molin.

Gongylonema brevispiculum Seurat.

Larve du 3e stade. — Synon. *Gongylonema scutatum* (Mueller), larve du second stade : Seurat 1916, *b*. — Nous avons précédemment décrit, en la considérant comme une larve du second stade du *Gongylonema scutatum*, une forme encapsulée dans divers Blaps et plus particulièrement dans le *Blaps strauchi* Reiche. Cette larve diffère de celle du Gongylonème des Ruminants par sa taille plus faible et surtout par la conformation de l'extrémité caudale qui, au lieu d'être lisse, est couverte de quelques petites pointes peu saillantes.

Des observations récentes ne nous permettent pas de conserver cette manière de voir : 1° l'habitat de cette larve est, dans certaines régions, nettement limité ; elle ne se rencontre, en effet, que dans les Blaps qui fréquentent les dunes des Hauts plateaux d'Algérie, soit à Bou Saada, soit au Banc de sable (El Mesrane, avril et octobre 1918) ; 2° la larve du *Gongylonema scutatum*, au contraire, vit encapsulée dans les Blaps des jardins et des champs des environs d'Alger (*Blaps appendiculata* Motsch.),

dans ceux de l'oasis de Bou Saâda (*Blaps* sp., près *appendiculata*) et dans ceux des plantations d'Aïn Oussera (*Blaps Emondi* Sol , octobre 1918) ; 3° les larves précitées n'ont jamais été rencontrées ensemble dans le même Insecte [1] ; 4° enfin, ces larves n'évoluent pas à l'intérieur de leur capsule.

Nous sommes ainsi amené à considérer cette larve comme se rapportant à un Gongylonème autre que le G. *scutatum* ; la position des pores caudaux et la connaissance des Mammifères qui vivent sur ces dunes nous amènent à la rapporter au Gongylonème de la Gerbille.

Habitat : encapsulée en grand nombre dans la cavité abdominale des Blaps fréquentant les dunes des Hauts plateaux (*Blaps strauchi* Reiche), Bou Saâda (octobre 1915, avril 1916) ; El Mesrane (avril et octobre 1918).

Genre *Hartertia* Seurat.

Hartertia zorillæ n. sp.

Larve femelle de la fin du 3e stade. — Corps légèrement arqué, régulièrement atténué aux extrémités ; queue robuste, conique, à extrémité obtuse, relativement courte ; pores caudaux latéro-ventraux, subsymétriques, situés vers le tiers postérieur de la longueur de la queue (à 53 μ de la pointe de celle-ci). Cuticule épaisse, marquée d'une striation transversale très apparente (stries espacées de 12 μ). Polymyaire ; aires latérales larges (36 μ) ; pas d'ailes latérales. Papilles cervicales symétriques,

Hartertia zorillæ n. sp. Larve (fin du 3e stade).

Longueur totale	13 mm. 1
Epaisseur maxima	410 μ
Queue	158
Distance à l'extrémité céphalique :	
1° du milieu de l'anneau nerveux	252
2° des papilles précervicales	77
3° du pore excréteur	270
Cavité buccale	60
Œsophage musculaire	140
— glandulaire	4 mm. 310
Rapport de la longueur totale à celle de l'œsophage	2,76

[1] J'ai trouvé, à Bou Saâda, les capsules du *Gongylonema brevispiculum* associées à celles, plus volumineuses, du *Spirura gastrophila* (Mueller).

insérées à la hauteur de l'origine de l'œsophage, c'est-à-dire très éloignées du bord antérieur de l'anneau nerveux. Pore excréteur ventral, situé à la hauteur du bord postérieur de l'anneau nerveux, en rapport par un canal obliquement dirigé vers l'arrière avec une glande unicellulaire. Bouche limitée par deux lèvres

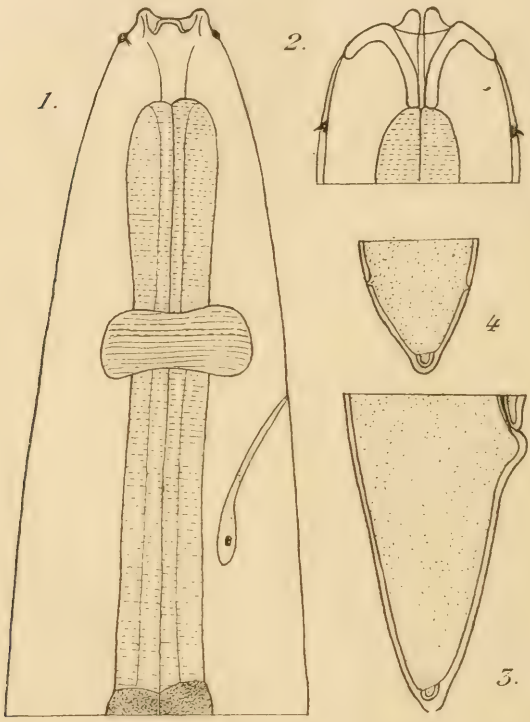


Fig. IV *bis*. — *Hartertia zorillæ* n. sp. — Larve de la fin du 3e stade.
1, région antérieure vue de profil (côté droit) ; 2, région céphalique, vue ventralement ; 3, queue, vue de profil ; 4, extrémité caudale, vue dorsalement, montrant les pores caudaux.

latérales portant chacune une paire de denticules marginaux arrondis; le cadre buccal porte une paire de papilles latéro-ventrales et une paire de papilles latéro-dorsales volumineuses, sessiles.

Cavité buccale relativement courte, infundibuliforme, à parois épaisses. Œsophage allongé, différencié en un œsophage muscu-

laire translucide, entouré par un large anneau nerveux immédiatement en avant de son milieu et un œsophage glandulaire de couleur foncée.

Cette larve, parvenue à la fin du 3e stade, est sur le point de subir une mue ; la superposition des deux cuticules est particulièrement visible dans la région caudale, la queue de la larve du 4e stade apparaissant très nettement avec son bouton caudal arrondi, à cuticule épaisse.

Habitat : encapsulée sous la peau d'un Zorille (*Zorilla lybica* Hempr. Ehr.), Hassi-Bahbah, Algérie, avril 1918.

Affinités. — Cette forme larvaire, égarée chez le Zorille, appartient manifestement par la conformation des lèvres buccales, la position très antérieure des papilles cervicales et celle des pores caudaux au genre *Hartertia*. On connaît deux espèces adultes se rangeant dans ce genre, l'*Hartertia obesa* Seurat, 1915, de la Perdrix de roche (*Caccabis petrosa spatzi* Rchw.) et l'*H. rotundata* (Linstow) de l'Outarde houbara (*Houbara undulata* Jacquin, Bou Saâda, avril 1914, Figuig, 1918) et de l'Œdicnème criard (*Œdicnemus œdicnemus L.*, Aïn Oussera, avril 1918). Il est difficile de dire si la larve actuelle se rattache à l'une de ces formes ; l'*Harterbia obesa* n'a été trouvé jusqu'ici que dans la région de l'Oued N'za, c'est-à-dire beaucoup plus au Sud ; l'*H. rotundata* est, au contraire, très fréquent dans la région des Hauts plateaux. Ces considérations, jointes à la longueur relative de l'œsophage et à la forme du mucron caudal semblent indiquer une parenté plus proche avec l'*H. rotundata*.

Genre *Tropidocerca* Diesing.

A. Groupe du *Tropidocerca inermis* Linstow.

Tropidocerca spiralis Seurat, 1915.

Larve du 3e stade. — Ces larves, trouvées à la surface de la muqueuse du ventricule succenturié d'un Garde-Bœuf, à côté de nombreux spécimens mâles et de trois femelles logées dans les glandes gastriques, sont d'une couleur légèrement sanguinolente ; leur longueur oscille de 1 mm. 360 à 1 mm. 810.

Corps grêle, à cuticule marquée d'une striation transversale très apparente (stries espacées de 3 μ 5) ; la queue robuste, conique, allongée porte un petit bouton inerme à son extrémité. Pas d'ailes latérales ; papilles cervicales insérées au delà de l'anneau nerveux ; pore excréteur, en rapport avec une glande unicellulaire, s'ouvrant sur la ligne médiane ventrale, à une petite distance au delà du bord postérieur de l'anneau nerveux. Bouche inerme, entourée de petites papilles peu distinctes ; cavité buccale tubuliforme, à parois épaisses, légèrement évasée à son entrée.

Tropidocerca spiralis SEURAT : larves.	3e stade	♂. 4e stade
Longueur totale	1 mm. 810	3 mm.
Epaisseur maxima	65 μ	126 μ
Queue	170	245
Distance à l'extrémité céphalique du milieu de l'anneau nerveux	140	147
Distance à l'extrémité céphalique du pore excréteur	155	165
Cavité buccale	21	22
Œsophage musculaire	210	245
— glandulaire	520	650
Rapport de la longueur du corps à celle de l'œsophage	2,5	3,5

Œsophage musculaire étroit, incolore, entouré par un large anneau nerveux immédiatement au delà de son milieu (aux 11/20 de sa longueur) ; œsophage glandulaire plus large, de couleur foncée. La longueur totale de l'œsophage varie du 1/2,2 (larves les plus jeunes) au 1/2,5 (larves les plus âgées) de la longueur du corps ; intestin rectiligne ; rectum étroit, court (35 μ de longueur). Ebauche génitale située dans la région intestinale postérieure.

Larve mâle du 4e stade. — Cette larve, de couleur sanguinolente claire, trouvée à côté des précédentes, est intéressante en ce qu'elle est sur le point de subir sa dernière mue. Les deux cuticules larvaire et définitive sont nettement séparées aux deux extrémités du corps. Le tube génital mâle, rectiligne, remonte vers l'avant le long de l'intestin et s'arrête à 155 μ de la limite postérieure de l'œsophage.

Cette larve, arrivée à la fin du 4e stade et prête à subir sa quatrième et dernière mue nous renseigne sur la taille minima (3 mm.) du mâle ; les mâles adultes mesurant 4 mm. 1 à 4 mm. 7,

on voit qu'ils subissent une élongation notable avant de parvenir à leur maturité sexuelle.

Habitat : ventricule succenturié du Garde-Bœuf (*Bubulcus lucidus* Raf.), Algérie, 8 janvier 1918.

Ce Tropidocerque est remarquable par la prédominance du nombre des mâles sur celui des femelles (40 mâles, 3 femelles).

B. Groupe du *Tropidocerca fissispina* Dies.

Tropidocerca fissispina Diesing.

Larve femelle du 4e stade. — Synon. *Spiroptera* (*Filaria*) *pulicis* Linstow 1894, 1909. Larve hyaline, à corps grêle, droit, terminé par une queue allongée, digitiforme, dont l'extrémité arrondie est armée de huit aiguillons dressés ; la queue porte, en outre, une paire de gros aiguillons latéro-ventraux, de 10 μ de longueur, insérés au tiers postérieur de sa longueur (à 70 μ de l'anus). Cuticule épaisse, striée transversalement (stries espacées de 4 μ 5) portant, outre les aiguillons caudaux précités, une paire de papilles précervicales subsymétriques et une paire de papilles intestinales très asymétriques insérées, l'une au milieu de la longueur du corps, l'autre au tiers postérieur.

Tropidocerca fissispina Dies. Larve du 4e stade.

Longueur totale		1 mm. 646
Epaisseur maxima		45 μ
Queue		115
Distance à l'extrémité céphalique	des papilles cervicales	110 120
	des papilles intestinales	1 mm. 076 830 μ
Cavité buccale		10
Œsophage musculaire		84
» glandulaire		600
Rapport de la longueur du corps à celle de l'œsophage		2,4

La longueur de l'œsophage, différencié en une partie musculaire et une partie glandulaire, est le 1/2,4 de celle du corps. Intestin de couleur foncée, noirâtre.

Habitat : ventricule succenturié du Canard sauvage (*Anas boschas* L.), au milieu d'individus mâles et femelles, Aïn Mokra (Algérie), janvier 1918.

Cette larve dont LINSTOW (1899) a donné, en la considérant comme un jeune mâle, une description fort insuffisante, paraît d'autre part se rapporter au *Spiroptera (Filaria) pulicis* LINSTOW 1894, 1909 trouvé dans la cavité générale du *Gammarus*

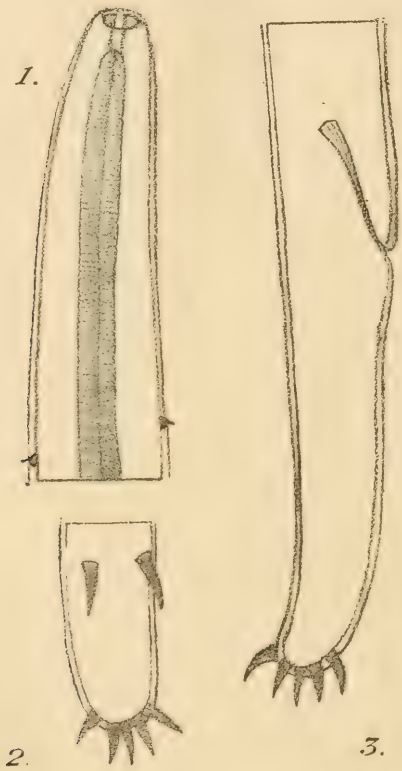


Fig. V. — Larve du *Tropidocerca fissispina* DIES.
1, extrémité céphalique vue de face ; 2 et 3, extrémité caudale vue de profil et vue par la face ventrale.

pulex (L.). Cette identification nous renseigne sur l'hôte intermédiaire de ce Tropidocerque.

Arduenna strongylina (RUD.) RAILLIET et HENRY 1911.

Larve du 3e stade. — Cette larve dont nous avons précédemment (1916) donné la description d'après des spécimens trouvés

dans l'estomac du Porc ou encapsulés dans la cavité générale des *Ontophagus* et des *Aphodius* a été trouvée depuis, encapsulée dans la tunique externe de l'estomac d'un Hérisson d'Algérie, à côté de capsules renfermant les larves du *Spirocerca sangui-*

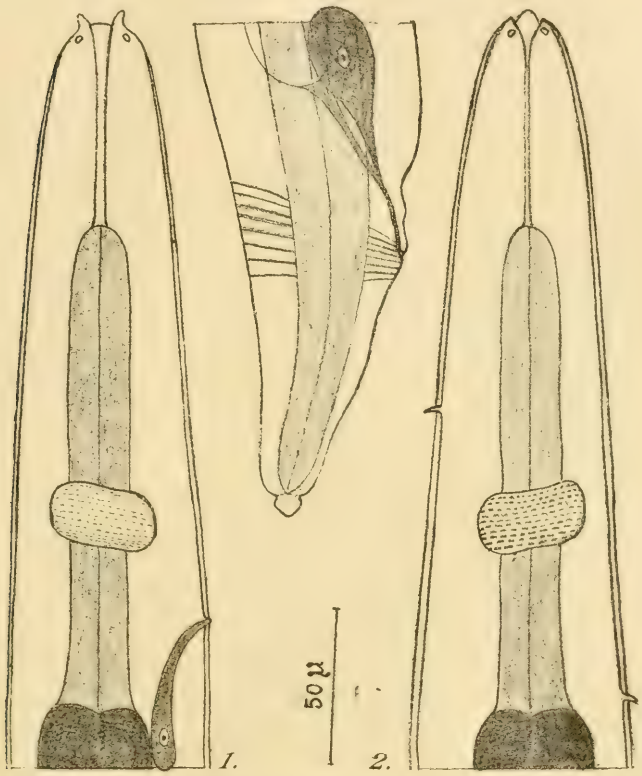


Fig. VI. — *Arduenna strongylina* (Rud.). Larve du 3e stade.
1 et 2, extrémité antérieure vue de profil et vue de face ; 3, extrémité postérieure vue de profil.

nolenta (Rud.), du *Physocephalus sexalatus* (Molin) et des larves de Physaloptères.

Les larves trouvées encapsulées chez le Hérisson mesurent 2 mm. 3 à 2 mm. 8 ; le corps, grêle, courbé en arc à concavité dorsale chez l'animal tué par la chaleur, est courbé en arc ou enroulé en spirale sur le vivant. La queue conique, robuste, est terminée par un bouton nettement individualisé, à surface lisse

(fig. VI, 3). La cuticule, finement striée transversalement porte dans la région œsophagienne antérieure deux papilles cervicales remarquables par leur asymétrie (fig. VI, 2) ; elles sont insérées, en effet, l'une très en avant du bord antérieur de l'anneau nerveux, l'autre au delà du bord postérieur de celui-ci, à la hauteur de la limite des œsophages musculaire et glandulaire ; pore excréteur ventral, s'ouvrant au milieu de la distance du

Arduenna strongylina (Rud.). Larve encapsulée (3e stade).

Longueur totale			2 mm. 8
Epaisseur maxima			88 μ
Queue			86 μ
Distance à l'extrémité céphalique	du milieu de l'anneau nerveux		182 μ
	des papilles cervicales	gauche (précervicale)	140 μ
		droite (postcervicale)	245 μ
	du pore excréteur		228 μ
Cavité buccale			70 μ
Œsophage musculaire			185 μ
— glandulaire			865 μ
Rapport de la longueur totale à celle de l'œsophage			2,6

bord postérieur de l'anneau nerveux à la terminaison de l'œsophage musculaire. Aires latérales très larges (45 μ) ; pas d'ailes latérales. L'anneau nerveux entoure l'œsophage musculaire immédiatement au delà de son milieu. L'ébauche génitale, formée par un massif cellulaire ovoïde appliqué contre la face ventrale de l'intestin est située à 960 μ de la pointe caudale, c'est-à-dire au tiers postérieur de la longueur du corps.

Habitat : encapsulée dans la tunique externe de l'estomac du Hérisson (*Erinaceus algirus* Duv.), Sahouria, province d'Oran, 31 mars 1916.

Cette extension d'habitat, très naturelle en raison du genre de vie du Hérisson, est néanmoins intéressante à signaler.

Fam. **Acuariidae** Seurat 1913.

Genre *Physaloptera* Rud. 1819.

Physaloptera abbreviata Rud.

Larve du 4e stade. — Les larves du *Physaloptera abbreviata* sont caractérisées, ainsi que nous l'avons précédemment indiqué,

par l'importance de la dent labiale externe, la brièveté de l'œsophage musculaire entouré par l'anneau nerveux dans sa région subterminale et la position reculée des papilles postcervicales et du pore excréteur.

Ces larves, semi-transparentes, constituent un matériel excellent pour l'observation, sur le vivant, de l'appareil excréteur : du

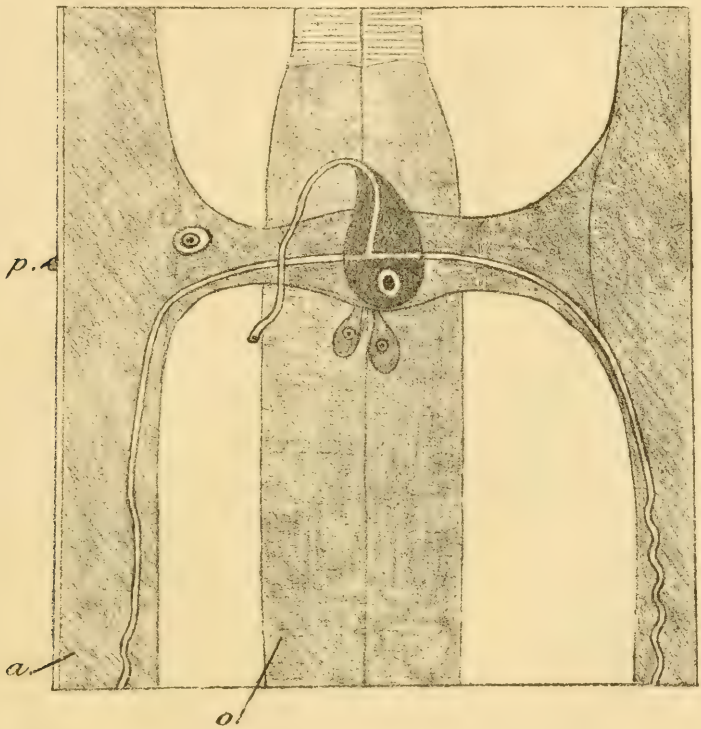


Fig. VII. — *Physaloptera abbreviata* Rud., larve du 4e stade. Région du pore excréteur vue par la face ventrale. *a*, aire latérale droite ; *o*, œsophage glandulaire ; *p*, papille droite (la papille gauche n'est pas figurée).

pore excréteur, situé sur la ligne médiane ventrale, immédiatement au delà des papilles postcervicales, part un canal cuticulaire qui remonte obliquement vers l'avant puis se recourbe en crosse pour venir rejoindre un canal transversal situé à la hauteur des papilles ; ce canal transversal est recourbé à angle droit à ses extrémités et se continue par les deux canaux excréteurs latéraux ; ceux-ci vont s'accoler à la face interne des aires laté-

rales et descendent vers l'arrière sur presque toute la longueur du corps, se terminant en cul-de-sac immédiatement en avant de l'anneau nerveux préanal. Le canal excréteur impair est en relation avec une volumineuse glande unicellulaire à gros noyau, très apparente sur une vue de profil. D'autre part, les aires latérales sont unies par un pont assez large à la hauteur du canal excréteur anastomotique transversal ; du côté droit, on observe un gros noyau nucléolé et sur la ligne médiane ventrale deux petites glandes unicellulaires.

Fig. VIII. — *Physaloptera abbreviata* Rud. — Organes génitaux d'une larve femelle du 4e stade.

Ces larves permettent également de suivre la différenciation progressive des tubes génitaux femelles : chez une jeune larve du début du 4e stade, mesurant 8 mm. 8 de longueur, l'ébauche génitale, de 950 μ de longueur, est déjà différenciée en ovéjecteur et tubes génitaux. L'ovéjecteur est représenté par un tube cylindrique de 350 μ de longueur attaché à la paroi ventrale du corps, à quelque distance au delà de l'œsophage et dirigé vers l'arrière ; ce tube se divise en deux branches (trompes paires) de 120 μ de longueur, elles-mêmes bifurquées et en rapport avec quatre tubes génitaux de 480 μ de longueur, qui représentent l'ébauche des ovaires et des utérus ; chacun de ces tubes se termine par une grosse cellule à noyau volumineux. L'ovéjecteur et les trompes paires présentent une assise externe de petites cellules musculaires et une assise interne de cellules épithéliales beaucoup plus larges, laissant déjà un vide central (fig. VIII).

Physaloptera abbreviata Rud. : larves de la fin du 4e stade	♀	♂
Longueur totale	12 mm. 8	9 mm. 240
Epaisseur maxima	590 μ	350 μ
Queue	210	360
Distance à l'extrémité céphalique : du milieu de l'anneau nerveux	325	230
Distance à l'extrémité céphalique : des papilles post-cervicales, droite	540	410
Distance à l'extrémité céphalique : des papilles post-cervicales, gauche	565	422
Distance à l'extrémité céphalique : du pore excréteur	575	430
Œsophage musculaire	335	240
Œsophage glandulaire	2 mm. 604	1 mm. 5
Rapport de la longueur du corps à celle de l'œsophage	4,4	5,3

Les larves plus âgées sont caractérisées par un développement beaucoup plus grand des tubes génitaux, différenciés en ovaires, oviductes et utérus.

Larve mâle (fin du 4e stade) — Cette larve dont nous donnons les caractéristiques dans le tableau ci-contre nous renseigne sur la taille minima du mâle : elle est, en effet, sur le point de subir sa quatrième mue et de passer à l'état adulte ; elle montre, sous la cuticule larvaire les papilles génitales visibles par transparence.

Habitat : estomac du Lézard ocellé (*Lacerta ocellata* Daudin), Bou Saâda, 20 avril 1917 ; estomac du Caméléon, Bou Saâda ; 53 larves du 4e stade encapsulées dans la tunique externe de l'estomac et de l'intestin d'une Couleuvre (*Cœlopeltis monspessulanus* Rozet), Laghouat, 20 septembre 1918 ; encapsulées dans le mésentère du Hérisson (*Erinaceus algirus* Duv.), à côté de nombreuses capsules plus petites occupées par les larves du *Spirocerca sanguinolenta* (Rud.), Bou Saâda, 20 avril 1917.

Genre *Proleptus* Dujardin 1845.

Synon. *Spiropterina* Beneden 1858 ; *Coronilla* Beneden 1871 ; *Histiocephalus* Molin, 1860.

Proleptus obtusus Dujardin, 1845.

Larve femelle du 3e stade. — Larve de 9 mm. 8 à 13 mm. 5 de longueur, à corps grêle, transparent ; queue allongée, digiti-

forme, portant un gros mucron à l'extrémité (chez la femelle adulte le mucron caudal est, au contraire, très petit) ; pores caudaux subterminaux. Cuticule finement striée transversalement (stries espacées de 3 μ) : la région céphalique est ornée d'une

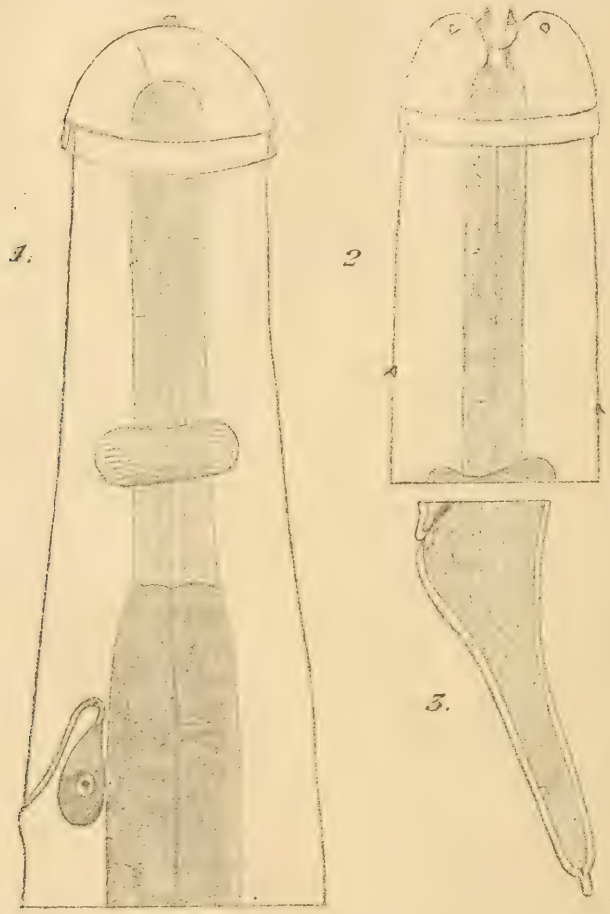


Fig. IX. — *Proleptus obtusus* (Duj.). — Larve femelle du 4e stade. 1 et 2, extrémité antérieure vue de profil et vue de face ; 3, extrémité caudale.

collerette transparente à bord libre droit, formée par un repli de la cuticule à ce niveau. Papilles précervicales subsymétriques, insérées immédiatement en avant du bord antérieur de l'anneau nerveux. Aires latérales très larges (100 μ) montrant de part et

d'autre d'une zone médiane étroite (10 μ) de nombreux noyaux très rapprochés. Pore excréteur très éloigné, s'ouvrant sur la ligne médiane ventrale au delà de la terminaison de l'œsophage musculaire (fig. IX, 1) ; le canal excréteur impair remonte obliquement vers l'avant et est en rapport avec une grosse glande unicellulaire, à noyau nucléolé, appliquée sur la face ventrale de l'œsophage glandulaire. Polymyaire. Bouche limitée par deux lèvres latérales portant une dent tronconique ; une paire de papilles latéro-dorsales et une paire de papilles latéro-ventrales sur le cadre buccal. Œsophage musculaire hyalin, entouré par l'anneau nerveux vers son quart postérieur ; la longueur relative de

Proleptus obtusus Duj. Larve ♀ du 3e stade.

Longueur totale		13 mm. 5
Epaisseur maxima		240 μ
Queue		300
Distance à l'extrémité céphalique	du milieu de l'anneau nerveux	255
	des papilles précervicales	220 242
	du pore excréteur	480
Œsophage musculaire		300
Œsophage glandulaire		2 mm. 135
Rapport de la longueur du corps à celle de l'œsophage		5,5

l'œsophage est plus grande que chez l'adulte : elle varie du 1/5 au 1/5,5 de celle du corps tandis qu'elle est le septième de celle-ci chez la femelle adulte. Intestin rectiligne ; rectum étroit, présentant trois volumineuses glandes rectales unicellulaires, une dorsale et deux latérales. Les organes génitaux sont représentés par deux tubes parallèles remontant le long de la face ventrale de l'intestin.

Habitat : estomac de la Roussette (*Scyllium catulus* Cuv.), baie d'Alger, février 1918.

Affinités. — Les Proleptes, par l'existence de deux lèvres buccales latérales ornées d'une dent insérée sur leur face interne, l'ornementation de la région céphalique, la disposition du canal excréteur montrent les affinités les plus étroites avec les Physaloptères ; ils en diffèrent par leurs autres caractères et notamment par la position de la vulve rapprochée de l'anus et la disposition des tubes génitaux qui remontent parallèlement vers l'avant et redescendent ensuite dans la région postérieure du

corps (opisthodelphes à vulve secondairement rapprochée de l'anus).

Les larves des Proleptes se distinguent de celles des Physaloptères par la collerette céphalique et la position des papilles cervicales en avant de l'anneau nerveux.

Genre *Acuaria* Bremser 1811.

Acuaria laticeps (Rud.) Seurat 1916.

Larve de la fin du 3e stade. — L'examen du ventricule succenturié d'un Elanion blac (*Elanus caeruleus* Desf.) m'a permis de trouver parmi de nombreux spécimens mâles et femelles du Dispharage à large tête une larve parvenue à la fin du 3e stade, sur le point d'effectuer sa troisième mue [1] et présentant par conséquent deux cuticules intimement accolées, une cuticule externe qui est celle de la larve du 3e stade et une cuticule interne, celle de la future larve du 4e stade, ces deux cuticules ayant chacune une ornementation particulière.

La cuticule externe, marquée d'une striation transversale (stries espacées de 5 μ) est ornée dans la région de la cavité buccale de quatre cordons droits, saillants, finement striés transversalement, qui prennent naissance sur les faces dorsale et ventrale, près des angles d'insertion des lèvres buccales, les deux cordons de chacune des faces dorsale et ventrale formant un V à sommet antérieur dont les branches courent vers l'arrière sur une longueur de 95 μ, c'est-à-dire sans dépasser beaucoup la région pharyngienne (cavité buccale).

L'ornementation de la cuticule sous-jacente, visible par transparence, est toute différente : les cordons ont la disposition de ceux de l'adulte, c'est-à-dire qu'ils descendent au delà de l'anneau nerveux et, se repliant en anse, remontent sur les faces latérales jusqu'à la hauteur de la cavité buccale où ils s'unissent (fig. X, 2). Nous avons montré plus haut l'intérêt que présentent ces ornementations cuticulaires au point de vue phylogénique.

[1] Nous avons précédemment (1916, *f*) montré l'importance de la connaissance de la troisième mue.

Les autres caractères de cette larve de la fin du 3e stade sont les suivants : corps filiforme, relativement grêle ; queue digitiforme, allongée, à extrémité obtuse ; pores caudaux subterminaux, situés à 28 μ de l'extrémité. Papilles postcervicales subsymétriques, très éloignées de l'anneau nerveux ; papilles intestinales légèrement asymétriques, insérées vers le tiers postérieur

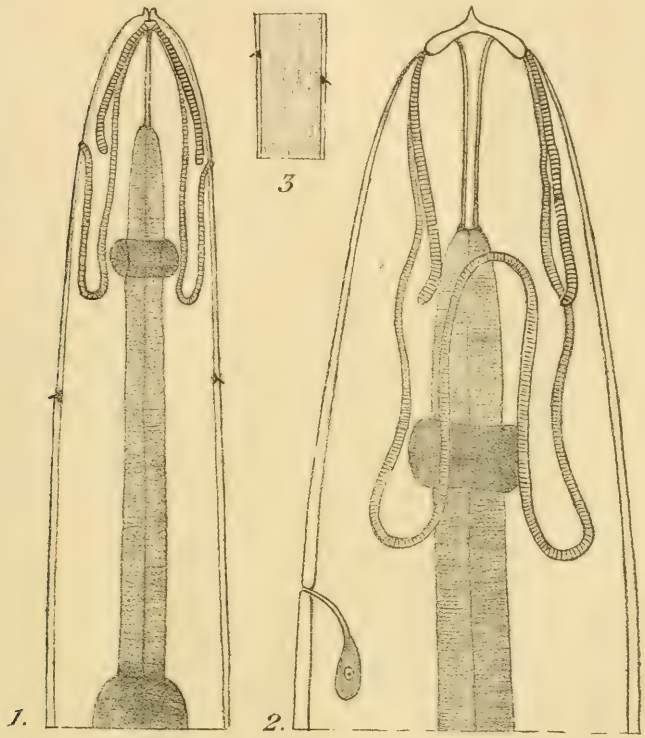


Fig. X. — *Acuaria laticeps* (Rud.), larve de la fin du 3e stade.
1 et 2, extrémité antérieure vue de face et vue de profil. 3, région des papilles intestinales latérales.

de la longueur du corps ; pore excréteur ventral, situé en avant des papilles postcervicales, en rapport par un canal cuticulaire obliquement dirigé vers l'arrière avec une glande unicellulaire.

Bouche limitée par deux lèvres latérales en forme de V très ouvert ; cavité buccale tubuliforme, légèrement évasée à l'entrée ; œsophage musculaire transparent, entouré par l'anneau nerveux

au quart antérieur de sa longueur; œsophage glandulaire de couleur foncée, plus large que l'œsophage musculaire.

Larves femelles de l'*Acuaria laticeps* (Rud.).		Fin du 3e stade	4e stade
Longueur totale		2 mm. 870	3 mm 012
Epaisseur maxima		100 μ	145 μ
Queue		140	137
Distance à l'extrémité céphalique	du milieu de l'anneau nerveux	143	171
	du pore excréteur	178	250
	des papilles postcervicales	205 220	260 270
	des papilles intestinales — droite	1 mm. 960	»
	des papilles intestinales — gauche	2 mm 005	»
Cavité buccale		70	85
Œsophage musculaire		280	345
Œsophage glandulaire		1 mm.	1 mm 010
Rapport de la longueur du corps à celle de l'œsophage		2,13	2,3

L'ébauche des tubes génitaux femelles, très apparente, comprend deux tubes droits encore indifférenciés, diamétralement opposés, mesurant respectivement 262 et 195 μ; ces deux tubes s'unissent en un massif cellulaire plein très court (ébauche de la trompe) en contact avec la paroi ventrale du corps à l'emplacement de la future vulve, à 310 μ au delà de la terminaison de l'œsophage, soit vers le tiers postérieur de la longueur du corps; les deux tubes se terminent chacun par une grosse cellule.

Larve femelle du 4e stade. — La larve du 4e stade est caractérisée par son ornementation cuticulaire, identique à celle de l'adulte; les cordons cuticulaires descendent jusqu'au niveau du bord postérieur de l'anneau nerveux et viennent s'unir sur les faces latérales à la hauteur de l'origine de l'œsophage. Les papilles intestinales, légèrement asymétriques, sont situées à la hauteur de la vulve. Celle ci, cachée sous la cuticule larvaire, est nettement apparente et située à 780 μ en avant de l'anus, c'est-à-dire au tiers postérieur de la longueur du corps; l'ovéjecteur est différencié en ovéjecteur cuticulaire et trompe et les tubes génitaux, plus allongés qu'au stade précédent se dirigent, l'un vers l'avant jusqu'au voisinage de la limite inférieure de l'œsophage, l'autre vers l'arrière, son extrémité distale étant entortillée en avant du rectum.

Habitat : ventricule succenturié de l'Elanion blac (*Elanus*

cæruleus Desf.), deux larves du 3e stade (2 mm. 870 et 2 mm. 940) et une larve du 4e stade (3 mm. 012), au milieu de nombreux spécimens adultes mâles et femelles.

Catalogue des larves des Nématodes parasites hétéroxènes

(Additions et corrections)

(Les noms précédés d'une croix tombent en synonymie).

+ *Acanthophorus* Linstow (1876).

Genre créé par Linstow pour les mâles des *Tropidocerca*.

? **Acanthophorus horridus** Linstow 1876. — Larve non susceptible d'identification.

Acuaria Bremser (1811).

Acuaria nasuta (Rud.) (voir *Acuaria spiralis*).

Acuaria spiralis (Molin). — Synon. *Dispharagus spiralis* Molin 1858; *Dispharagus nasutus* Piana 1896. Hôte intermédiaire, *Porcellio laevis* (Latr.) : Piana, 1896.

Acuaria tarentolæ Seurat 1916. Larve du 3e stade libre dans l'estomac de la Tarente (*Tarentola mauritanica L.*), Kouba, Algérie, août 1916 (fig. XI).

Agamospirura Railliet, Henry et Sisoff (1912).

Formes larvaires encapsulées chez divers Oiseaux du Turkestan russe : Skrjabine, 1915 ; encapsulées dans la paroi de l'estomac de *Larus* sp. et de quelques Poissons de l'Afrique orientale anglaise : Skrjabine, 1916.

Arduenna Railliet et Henry (1911).

Arduenna strongylina (Rud.). — Larve du 3e stade encapsulée dans la tunique externe de l'estomac du Hérisson d'Algérie (*Erinaceus algirus* Duv.) Sahouria, Algérie : Seurat, 1918.

Ascaris Linné (1758).

Ascaris decipiens Krabbe, 1878. — *Ascaris* (*Agamonema*) *capsularia* Rud. considéré comme la forme larvaire : Baylis, 1916.

Stiles et Hassall (1899) avaient déjà exprimé l'opinion que quelques-unes des formes larvaires d'Ascarides encapsulées dans les Poissons représentent

probablement la larve de l'*Ascaris decipiens* et cité comme hôtes intermédiaires probables *Theragra chalcogramma* et *Gadus macrocephalus*.

Ascaris lumbricoïdes L., **Ascaris mystax** (Zed.) et **Ascaris suilla** Duj. : Rat et Souris considérés comme hôtes intermédiaires : Stewart 1917, 1918.

Ascaris lumbricoïdes L. et **Ascaris suum** Geze (Synon. A. *suilla* Duj.) : développement direct : Ransom et Foster, 1918.

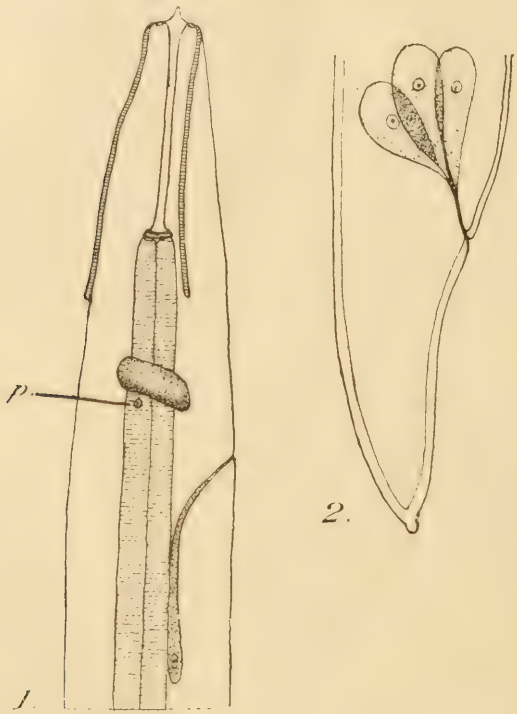


Fig. XI. — *Acuaria tarentolæ* Seurat. 1, extrémité antérieure vue du côté droit ; *p*, papille cervicale droite ; 2, extrémité caudale vue de profil.

Camallanus Railliet et Henry (1915).

Camallanus microcephalus (Duj. 1845). — Synon. *Cucullanus microcephalus* Duj. — Larve du 3e stade, libre dans le duodénum de la Clemmyde lépreuse, à côté de plusieurs spécimens adultes, Oued Baccaura, Médéa : Seurat, 1918, *a*.

Les larves du premier stade (Seurat, 1915, *b*) restent longtemps vivantes dans l'eau : nous les avons conservées dix jours ; elles se fixent par l'extrémité de leur longue queue effilée aux corps étrangers et se tortillent dans tous les sens ; très souvent elles sont attachées par paquets au même support. Ces larves pénètrent avec la plus grande facilité dans le corps des Cyclops, mais elles ne se modifient pas dans cet hôte.

Dictyocaulus Railliet et Henry (1907).

Dictyocaulus viviparus Bloch, 1782. Synon. *Strongylus micrurus* Mehlis, 1831. — La prétendue larve de ce Strongle figurée par Cobbold (1886) est un Rhabditis libre : Ströse, 1891.

Dracunculus Kniphoff (1759).

Dracunculus medinensis (Velsch, 1674). — Larves dans les Cyclops des oasis tunisiennes : Chatton, 1918.

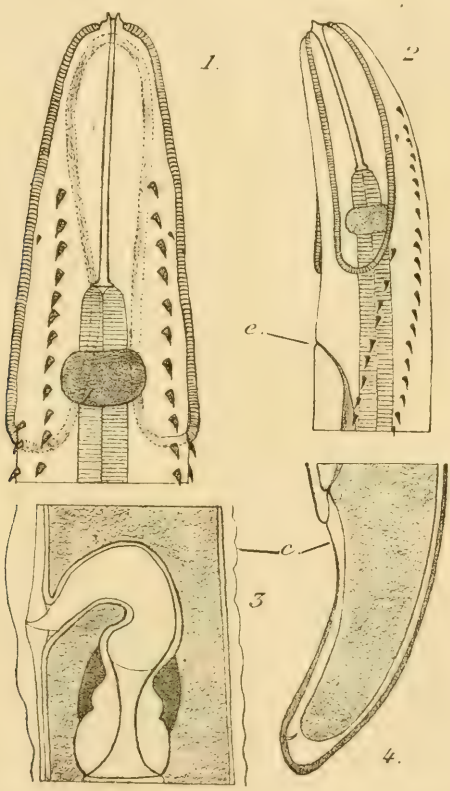


Fig. XII. — *Echinuria phœnicopteri* Seurat. — Larve du 4e stade, peu avant la mue.

1 et 2, extrémité antérieure vue par la face dorsale et vue de profil ; *e*, pore excréteur. 3, région vulvaire ; la vulve est cachée sous la cuticule larvaire *c* ; 4, queue vue de profil.

+ *Dispharagus* Duj. (voir *Acuaria*).

+ **Dispharagus nasutus** Rud. : Piana 1896, voir *Acuaria spiralis*.

Echinuria Solovjew, 1912 (septembre).

Synon. *Hamannia* Railliet, Henry et Sisoff 1912 (décembre).

Echinuria phœnicopteri (Seurat, 1916). Synon. *Acuaria* (*Hamannia*) *phoenicopteri* Seurat, 1916, *a*. — Larve du 4e stade trouvée dans le ventricule succenturié du Flamant rose (*Phœnicopterus roseus* Pallas), Algérie, 15 février 1914 (fig. XII).

Echinuria uncinata (Rud., 1819). — Synon. *Spiroptera uncinata* Rud. 1819, Molin, 1860, non Eberth 1863 ; *Dispharagus uncinatus* Railliet 1895, Neumann, 1909, Linstow, 1909 ; *Filaria uncinata* Schneider, 1866, Hamann, 1893 ; *Acuaria* (*Hamannia*) *uncinata* Henry et Sisoff, 1913.

Cycle évolutif, larve vit dans les Daphnies : Hamann, 1893.

Filaria Mueller (1787).

Filaria acuminata Linstow, 1907. Microfilaires sanguicoles (*Lutra lutra* L.).

Filaria bancrofti Cobbold, 1877. — *Culex fatigans* Wied. (*quinquefasciatus*) hôte intermédiaire dans le district de Columbia : Lyon, 1917.

+ **Filaria bufonis** Leiper, 1909 (voir *Filaria leiperi* Railliet).

+ **Filaria candezei** Fraipont (voir *Foleyella candezei*).

Filaria columbi R. Blanch. 1904. Adulte dans le cul-de-sac rétro-vésical, microfilaires dans le sang du *Bufo maximus* L., Cayenne : Leger, 1918.

+ **Filaria echinata** Linstow 1878. — Synon. *Spiroptera echinata* Linstow, 1909. Larve trouvée dans l'intestin de l'Ablette (*Alburnus lucidus* Heck.), probablement forme agame du *Spinitectus inermis* (Zeder, 1800) de l'estomac de l'Anguille : Railliet et Henry, 1915.

Linstow (1887 et 1889) identifie cette forme au *Spinitectus oviflagellis* Fourment, 1885 de l'intestin du Merlan !

Filaria haje Wedl, 1861. — Larve encapsulée dans le *Naja haje* Merr., Egypte.

Filaria jubae Seurat, 1916. — Synon. *Filaria rubella* Rud. e. p. ; *Spiroptera bufonis* Stossich 1900. — Habitat : larve encapsulée dans la cavité thoracique du *Zamenis hippocrepis* L., près de la pointe du poumon, Kouba, Algérie ; dans celle du *Trogonophis wiegmanni* Kaup., Tipaza, Algérie et dans la cavité abdominale du *Bufo vulgaris* Laur., Catane.

Filaria leiperi Railliet 1916. — Synon. *Filaria bufonis* Leiper, 1909, non M. C. V. 1858. — Adulte dans le tissu conjonctif du *Bufo regularis*, Chari, Soudan ; microfilaires dans le sang : Bouilliez 1916, Railliet 1916

Filaria lentis Dies. 1851. — Nom collectif de petites larves de Nématodes (360 à 380 μ de longueur) trouvées en Europe et en Amérique, tantôt dans la chambre antérieure de l'œil, tantôt dans le corps vitré : Skrjabine, 1917.

+ **Filaria neglecta** Dies , 1851 (voir *Icosiella*).

Filaria nitida Leidy 1856. — Trouvée enroulée dans des kystes ovoïdes du péritoine et des muscles abdominaux de *Rana pipiens*, aux Etats-Unis ; paraît être une forme asexuée : Railliet, 1916.

Filaria numidica Seurat 1917. — Adulte, cavité abdominale du Lièvre [*Lepus pallidior* Hamilton, Bou Saâda (Seurat), novembre 1912, Mac Mahon (Dr Parrot, 1917) et *Lepus kabylicus* Winton, Bordj-Menaïel (Dr Pron)] ; microfilaires à gaîne dans le sang (Seurat, Dr Parrot)

+ **Filaria pulicis** Linstow 1894. — Synon. *Spiroptera pulicis* Linstow, 1909. Habitat : *Gammarus pulex* (L.) ; larve du *Tropidocerca fissispina* Dies. : Seurat, 1918.

+ **Filaria rubella** Rud. Porta 1912 (voir *Icosiella neglecta*).

Filaria sergenti Mathis et Leger 1909. — Microfilaires dans le sang d'un Lémurien (*Nycticebus tardigradus*).

Filaria spirocauda Leidy 1858. — Synon. *Filaria cordis phocae* Joly 1858 ; embryons utérins : Railliet, 1899.

Foleyella Seurat (1917).

Foleyella candezei (Fraipont). — Synon. *Filaria candezei* Fraipont, 1882. Habitat : tissu conjonctif sous-cutané, régions thoracique et abdominale, tissu musculaire de l'*Uromastix acanthinurus* Bell., Aïn Sefra (Seurat), Beni Ounif (Dr Foley), Sud-tunisien (Cathoire, A. Weiss) ; microfilaires sanguicoles : Cathoire, 1906.

Gnathostoma Owen (1836).

Synon. *Cheiracanthus* Dies. 1839.

Gnathostoma accipitri Skrjabine, 1915. — Tissu conjonctif sous-cutané de l'*Aquila imperialis* L., Turkestan : Skrjabine, 1915.

Gnathostoma pelecani (Chatin). — Synon. *Sclerostoma pelecani* Chatin 1874 : Skrjabine 1915.

Forme encapsulée sous la peau du *Pelecanus onocrotalus* Gmel.

Gongylonema Molin (1857).

Gongylonema brevispiculum Seurat 1914. — Larve du 3e stade (Synon. *Gongylonema scutatum* Mueller, larve du second stade, Seurat, 1916, *b*) : Seurat, 1918.

Gongylonema scutatum (Mueller) — Ransom et Hall, 1917 maintiennent leur opinion émise en 1915, à savoir que la larve de ce Nématode est celle qu'on trouve encapsulée dans divers Coléoptères coprophages de l'Amérique du Nord et non celle que j'ai décrite, vivant encapsulée dans la cavité abdominale de divers Blaps. D'après ces auteurs, la larve que j'ai indiquée comme étant celle du *G. mucronatum* Seurat se rapporterait peut-être au *G. scutatum*. Il ne m'est pas possible de partager ces opinions : la position éloignée de l'extrémité des pores caudaux de la larve encapsulée chez divers Coléoptères coprophages de la région des Hauts plateaux n'est réalisée, parmi les Gongylonèmes actuellement connus, que chez celui du Hérisson. D'autre part, il convient de rappeler que j'ai pu, en faisant ingérer à un Hérisson des larves de *G. scutatum* encapsulées dans des *Blaps sp.* près *appendiculata* obtenir l'adulte de celui-ci dans l'œsophage de l'Insectivore.

+ **Gongylonema scutatum** (Mueller). — Larve 2e stade, Seurat 1917 (voir *G. brevispiculum*).

Hartertia Seurat (1915).

Hartertia zorillae n. sp. — Larve de 13 mm. de longueur encapsulée sous la peau du Zorille, Hassi Bahbah, 1er avril 1918.

Icosiella Seurat (1917).

Icosiella neglecta (Dies.). — Synon. *Filaria neglecta* Dies. 1851 ; *Filaria ranae esculentae* Cat. Ent. Vind. ; *Filaria rubella* Rud. e. p. ; Porta, 1912, Linstow, 1909. Filaire du sang des Grenouilles : Nabias et Sabrazès, 1892.

Porta (1912) a émis l'opinion que l'hôte intermédiaire de cette Filaire est l'*Haemopis sanguisuga* (L.).

Au cours des années 1917 et 1918 nous avons constaté, en essayant de préciser les conditions d'habitat de cette Filaire, qu'elle ne se rencontre que chez les Grenouilles (*Rana ridibunda* Pallas) provenant des rivières où vivent des Hélobdelles (*Helobdella algira*) et des Simulies, l'existence de la Filaire paraissant plus particulièrement liée à la présence des Simulies (Médéa, Oued Chiffa). Les Grenouilles provenant de mares isolées, voire même de rivières (Aïn Oussera) où ne vivent ni Hélobdelles, ni Simulies se sont toujours montrées indemnes.

Lemdana Seurat (1917).

Lemdana marthae Seurat 1918. Adulte : surface externe du jabot de la Perdrix de roche (*Caccabis petrosa* Gmel.) : microfilaires sanguicoles : Algérie, Médéa (Lambdia), septembre 1917 ; Berrouaghia, octobre 1917 ; Aumale, octobre 1918.

Maupasina Seurat (1913).

Maupasina weissi (Seurat, 1913). — Développement direct : Seurat, 1917, *d*.

Onchocerca Diesing (1851).

Onchocerca gibsoni Cleland et Johnston, 1910. — *Tabanus mastersi* Wlk., *nigritarsis* Tayl., *Margaropus* (*Boophilus*) *australis* Fuller, *Stomoxys calcitrans* L., *Lyperosia exigua* Meijere, *Anopheles* (*Myzorhynchus*) *bancrofti* Giles, *Ochlerotatus* (*Culicelsa*) *vigilax* Skuse, *Tæniorhynchus brevicellulus* (*Chrysoconops acer* Wlk.), *Culex sitiens* Wied., *Pseudokusea basilis* Tayl., *Tæniorhynchus uniformis* Theob. éliminés de la liste des vecteurs possibles : Dickinson et Hill, 1916.

Stomoxes et Moustiques éliminés de la liste des agents de transmission, Tabanides considérés comme des hôtes intermédiaires possibles : Cleland, 1917.

Cycle évolutif : Breinl, 1913, Nicoll, 1914 et 1915.

Physaloptera Rud. (1819).

Physaloptera abbreviata Rud. — Nouveaux hôtes de la larve du 4e stade : *Cœlopeltis monspessulanus* Rozet, *Erinaceus algirus* Duv., Caméléon.

Physaloptera getula Seurat 1917. — Larves des 3e et 4e stades : Seurat 1917, *b*.

Physaloptera leptosoma (Gervais) Seurat 1917. — Synon. *Strongylus leptosomus* Gervais 1848, Fraipont 1882. Larve du 3e stade : Seurat, 1917, *a*.

Physaloptera pallaryi Seurat 1917. Larve ♀ : Seurat, 1917, *a*.

+ **Physaloptera paradoxa** Linstow (voir *P. varani*).

Physaloptera varani Parona 1890. — Synon. *Physaloptera paradoxa* Linstow 1908 ; *P. quadrovaria* Leiper, 1908.

356 larves trouvées dans l'estomac d'un Caméléon, Tablat, Algérie, octobre 1916 : Seurat, 1917, *a*.

Physocephalus Diesing (1861).

Physocephalus sexalatus (Molin). — Larve du 3e stade encapsulée dans la paroi de l'intestin d'une Couleuvre (*Cœlopeltis monspessulanus*) Laghouat, 20 septembre 1918; certaines capsules (kystes) renferment 5 à 6 larves; encapsulée dans la paroi de l'intestin du *Zamenis diadema* Schl., Laghouat, septembre 1918 ; encapsulée dans la paroi de l'intestin de la Clemmyde lépreuse, Médéa 1917, oued Zerguin, octobre 1918 ; encapsulée dans la cavité abdominale de l'*Ateuchus sacer* L., Tozeur, Tunisie, juillet 1917.

Proleptus Dujardin (1845).

Proleptus obtusus Duj. Larve du 3e stade : Seurat, 1918.

Sclerostoma Rud. (1809).

+ **Sclerostoma pelecani** Chatin 1874 (Voir *Gnathostoma pelecani*).

Spinitectus Fourment (1883).

+ **Spinitectus echinatus** (Linstow, 1878). — Synon. *Filaria echinata* Linstow, 1878 ; *Spiroptera echinata* Linstow 1909. Forme agame du *Spinitectus inermis* (Zed.) : Railliet et Henry, 1915

Spinitectus oviflagellis Fourment, 1885. — *Filaria echinata* Linstow considérée comme synonyme : Linstow, 1887, 1889.

Spiroptera Rud. (1819).

+ **Spiroptera echinata** Linstow, 1909, non Diesing, 1851 (Voir *Spinitectus echinatus*).

+ **Spiroptera pulicis** Linstow, 1909 (Voir *Filaria pulicis*).

Spirura E. Blanchard (1849) (Seurat emend.).

Spirura gastrophila (Mueller). — Larve du 4e stade ; aux nombreux hôtes de cette larve euryxène s'ajoutent le Zorille (*Zorilla lybica* Hempr. Ehr.), Mehdia, Tunisie (Seurat, 1918, *c*), le *Lacerta ocellata* Daudin, Ham-

mamet, 23 août 1918 (Dr Santschi) et l'*Akis goryi* Guér., Médéa, 25 mai 1918.

Strongylus Mueller (1780).

+ **Strongylus leptosomus** Gervais, 1848 (Voir *Physaloptera leptosoma*).
+ **Strongylus micrurus** Mehlis (Voir *Dictyocaulus viviparus*).

Thamugadia Seurat (1917).

Thamugadia hyalina Seurat, 1917. — Adulte dans le tissu conjonctif sous-cutané, région thoracique ventrale de la Tarente (*Tarentola mauritanica* L.); microfilaires dans le sang, Timgad, 14 novembre 1917 : Seurat, 1917, *g*.

Tropidocerca Diesing (1851).

Tropidocerca fissispina Dies. — Synon *Spiroptera* (*Filaria*) *pulicis* Linstow 1894, 1909. *Gammarus pulex* (L.) hôte intermédiaire : Seurat, 1918.

Tropidocerca lhuillieri Seurat, 1918. — Larve du 1er stade : Seurat, 1918.

Tropidocerca spiralis Seurat, 1915. — Larves des 3e et 4e stades : Seurat, 1918.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1916. Baylis. — Some Ascarides in the british Museum (Nat. History). *Ascaris* (*Agamonema*) *capsularia* Rud. and its probable adulte form *Ascaris decipiens* Krabbe. *Parasitology*, vol. VIII, pp. 360-370, pl. 14-16.

1913. Breinl, A. — An Investigation into the Morphology and Life-History of *Onchocerca gibsoni*. *Austral. Institute of tropic. Medicine Report for* 1911, pp. 5-13.

1918. Chatton. — Observations sur le Ver de Guinée. Preuve expérimentale de l'infestation des Cyclops par voie digestive. *Bull. Soc. path. exotique*, XI, pp. 338-348 et *Archives Institut Pasteur Tunis*, X, pp. 158-169.

1917. Cleland, J. B. — Further Investigations into the Etiology of Worm-nests in Cattle due to *Onchocerca gibsoni*. *Published by Direction of the Minister of Trade, Australia.*

1886. Cobbold. The Lung Parasites of Cattle and Sheep. *Journ. Roy. Agricult. Soc. of England*, vol. XXII, p. 14, fig. 10.

1915. Dickinson et Hill. — Investigations into the Cause of Worm-nodules in Cattle. *Rept. Dept. Trade et Customs*, Melbourne, 15 août 1916.

1918. Leger (Marcel). — Microfilaire et Filaire du Crapaud, *Bufo marinus* L. *Bull. Soc. path. exotique*, XI, pp. 182-187.

1905. Lingard, A. — Observations on the filarial Embryos found in the general circulation of the Equidæ and Bovidæ and their probable patholog. significance. London, 1905.

1876. Linstow, O. von. — Helminth. Beobacht. *Archiv f. Nat.* 1876, p. 6.

1878. — Neue Beobacht. an Helminthen. *Archiv f. Nat.*, 1878, p. 235, pl. 8, fig. 20.

1887. — Bericht ueber Leistung. in der Naturg. d. Helminthen im Jahre 1885. *Archiv. f. Nat.* N. F. Bd. I, p. 8.
1894. — Helminth. Studien. *Ienaisch. Zeitsch. f. Naturw.*, vol. 28 (21), pp. 340-341, pl. 23, fig. 20-21.
1897. — Helminth. Mittheil. *Archiv f. mikr. Anat.*, vol. 48, pp. 375-376, fig. 2-3 (*Nematodum clyti* n. sp.).
1899. — Zur Kenntniss d. genera *Hystrichis* u. *Tropidocerca*. *Arch. f. Nat.* 65 Jahrg., pp. 160-164, fig. 7.
1906. — Helminthes from the Colombo Museum. *Spolia Zeylanica*, vol. III, p. 172 (*Filaria tuberosa* n. sp. Synon. *Filaria mansoni* Castellani et Willey, 1904).
1907. — Neue u. bekannte Nematoden. *Centralbl. Bakt. Parasitenk. Abth.* Orig. vol. 44, pp. 265-267, fig. 3-4.
1909. — Parasitische Nematoden. *Süsswasserfauna Deutschlands*, Heft 15, pp. 64-66, fig. 41 et 45.
1917. Lyon, M. W. — Filariasis Report on 2 Cases in the district of Columbia and analysis of the Cases reported f. Eastern N. America *Journ. Med. Assoc. Chicago*, Ill. vol. 68, nº 2, pp. 118-119.
1909. Mathis et Leger. — Filaire à embryons sanguicoles d'un Lémurien (*Nycticebus tardigradus*, Singe dormeur). *C. R. Soc. Biologie*, t. 67, pp. 179-181.
1915. Mc Eachran et Hill. — Investigations into the cause of Worm-nodules in Cattle at Darwin, N. Territory, Australia, Melbourne.
1897. Nabias et Sabrazès. — La Filaire du sang des Grenouilles. *C. R. Associat. franç. Avanc. Sciences*, 21e session, Pau, pp 488-493, 3 fig.
1914. Nicoll, W. — On the Migration of the Larvæ of *Onchocerca gibsoni* through the capsule of the worm-nobule. *Annals of. trop. Medic. and Hygiene*, VIII, 3.
1915. — On worm-nodules in Calves : some negative Observations and Experiments, *Medical Journ. of Australia*, dec. 4, 1915, 8 p.
1915. Place, F. C. — Flies, a factor in a phase of Filariasis in the Horse, Adelaïde.
1899. Railliet, A. — Sur quelques parasites rencontrés à l'autopsie d'un Phoque (*Phoca vitulina* L.). *C. R. Soc. Biologie* (10), t. 6, pp. 128-130.
1916. — Sur les Filaires de Batraciens. *Bull. Soc. path. exotique*, t. IX, pp. 137-140.
1915. Railliet et Henry. — Sur les Nématodes du genre *Gœzia* Zeder. *Bull. Soc. path. exotique*, t. VIII, pp. 273-274.
1917. Ransom, B. H. et M. C. Hall. — A further Note on the Life-history of *Gongylonema scutatum*. *Journ. of Parasitology*, vol. III, pp. 177-181.
1918. Ransom et Foster. — Life-history of *Ascaris lumbricoides* and related forms. *Journ. Agric. Research* XI, nº 8, pp. 395-398.
1905 Sergent, E. — Hématozoaires de *Rana esculenta* en Algérie. *C. R. Soc. Biologie*, t. 58, pp. 670-672, 5 fig.
1914. Seurat, L. G. — Sur un nouveau Spiroptère du Chat ganté. *C. R. Soc. Biologie*, t. 77, pp. 344 347, fig. 1-5.
1915. — Sur deux *Tropidocerca* des *Ardeidæ*. *Ibid.*, t. 78, pp. 279-282.
1916, *a*. — Sur la 4e mue d'un Dispharagè du Flammant. *Ibid.*, t. 79, pp. 439-441, fig. 1-4.
1916, *b*. — Sur les Gongylonèmes du Nord-Africain. *Ibid.*, t. 79, pp. 717-742, fig. 1-5.

1916, *c*. — Dispharages d'Algérie. *Ibid.*, t. 79, pp. 934-935, fig. 1-2.
1916, *d*. — Sur les Dispharages des Rapaces. *Ibid.*, t. 79, pp. 1126-1130, fig. 1-2.
1916, *e* — Sur deux Filaires des Reptiles du Nord-Africain. *Ibid.*, t. 79, pp. 1131-1136, fig.
1916, *f*. — Contributions à l'étude des formes larvaires des Nématodes, parasites hétéroxènes. *Bull. scientif. France et Belgique*, t. 49, fasc. 4, pp. 297-377.
1917, *a*. — Physaloptères des Reptiles du Nord-Africain. *C. R. Soc. Biologie*, t. 80, pp. 43-52, fig. 1-4.
1917, *b*. — Physaloptères des Mammifères du Nord-Africain. *Ibid.*, t. 80 pp. 210-218.
1917, *c*. - Une nouvelle Filaire péritonéale des Rongeurs *Ibid.*, t. 80, pp. 354-357, fig. 1-3.
1917, *d*. — Sur l'évolution du *Maupasina weissi* (Seurat). *C. R. Acad. Sciences*, t. 164, pp. 1017-1019.
1917, *e*. — Sur les Oxyures des Sauriens du Nord-Africain. *Arch. zool. expérim.*, t. 56, fasc. 9, pp. 419-421, fig. VI.
1917, *f*. — Nématodes de la Perdrix de roche. *Bull. Soc. hist. nat. Afriq. Nord*, t. 8, pp. 208-210, fig.
1917, *g*. — Filaires des Reptiles et des Batraciens. *Ibid.*, t. 8, pp. 236-242.
1918, *a*. — Nématodes de la Clemmyde lépreuse. *Ibid* , t. 9, pp. 25-26.
1918, *b*. — Nématodes du *Gaccabis petrosa* Gmel *Ibid.*, t. 9, pp. 54-60.
1918, *c*. — Extension de l'habitat du *Spirura gastrophila* (Mueller). *C. R. Soc. Biologie*, t. 81, pp. 790-791.
1915. Skrjabine. — Nématodes des Oiseaux du Turkestan russe. *Ann. Musée zoolog. Académie impér. Sciences*, XX, pp. 534-538, fig. 47-49. Pétrograde, 1915.
1916. - Parasitic Trematodes and Nematodes collected in British East Africa, p. 151. Pétrograde, 1916.
1917. — *C. R. Soc. Biologie*, t. 79, p. 760.
1896. — Sonsino, P. — Entozoi della *Salamandra perspicillata* Say. *Atti Soc. tosc. proc. verb.*, t. X, Pisa, 1896, pp. 116-117 (Larve de Nématode encapsulée dans l'ovaire et qui appartient peut-être au genre *Heterakis*).
1917. Stewart, F. H. — On the Development of *Ascaris lumbricoides* L. and *Ascaris suilla* Duj. in the Rat and Mouse. *Parasitology*, vol. IX, pp. 213-227, pl. I, 9 fig.
1918, *a*. — On the Development of *Ascaris lumbricoides* and *Ascaris mystax* in the Mouse. *Ibid.*, vol. X, pp 189-196, pl. IV.
1918, *b*. — On the Life-history of *Ascaris lumbricoides*. *Ibid.*, t. X, pp. 197-205.
1899. Stiles et Hassall. — Internal Parasites of the Fur Seal. *The Fur Seals and Fur Seal Islands of the N. Pacific Ocean ;* Washington, part III, 99.
1891. Strôse, Aug. — Ueb. d. feineren Bau von *Strongylus micrurus*. Dissertat. Leipzig, pp. 9-10.
1917. Van Saceghem, R. — Contribution à l'étude de la dermite granuleuse des Equidés. *Bull. Soc. pathol. exotique*, t. X, pp. 726-729.
1918. — Cause étiologique et traitement de la dermite granuleuse. *Ibid.*, t. XI, pp. 575-578 (*Habronema muscæ* Dies.).

J. RODHAIN et J. BEQUAERT

MATÉRIAUX POUR UNE ÉTUDE MONOGRAPHIQUE DES DIPTÈRES PARASITES DE L'AFRIQUE

TROISIÈME PARTIE

DIPTÈRES PARASITES

DE L'ÉLÉPHANT ET DU RHINOCEROS

(Avec la planche III)

SOMMAIRE

1. LES OESTRIDES DES ÉLÉPHANTS.

1. Larves de la plante du pied : *Neocuterebra squamosa* GRÜNBERG. — Larve au 3e stade ; position systématique incertaine. Discussion des affinités de ce parasite. Comparaison avec les *Cuterebrinae*.

2. Larves de l'œsophage : Genre *Pharyngobolus* BRAUER. — Caractères génériques de la larve au 3e stade.

Paryngobolus africanus BRAUER. — Distribution géographique. Larve au 3e et au 2e stade. Pupe. — L'imago est imparfaitement connu.

3. Larves gastricoles. — Historique : Observations de COBBOLD (1866, 1881 et 1882), STEEL (1878), BRAUER (1887, 1897), BLANCHARD (1893) et ROUBAUD (1914). Position systématique des parasites gastricoles des Eléphants. — Caractères de la sous-famille des *Cobboldiinæ* : imago et larve au 3e stade. Genre unique *Cobboldia* BRAUER. — Système respiratoire des larves de ce genre. — Tableau synoptique des trois espèces connues : larves au 3e stade et mouches adultes. 1. *Cobboldia elephantis* (STEEL). — Synonymie ; distribution géographique ; description de l'imago ; larve au 3e stade. — Biologie ; description des œufs d'après SCLATER et COBBOLD. — Pupe. 2. *Cobboldia loxodontis* BRAUER. — Synonymie ; distribution géographique ; description de l'imago ; larve au 3e stade ; pupe. 3. *Cobboldia chrysidiformis* RODHAIN et BEQUAERT. — Synonymie ; distribution géographique ; description de l'imago ; larve au 3e stade ; pupe. — Biologie de la Mouche adulte ; observations sur la ponte ; description de l'œuf ; larve au 1er stade.

2. LES OESTRIDES GASTRICOLES DES RHINOCÉROS.

Historique : Observations de HOPE (1839), DELEGORGUE (1847), BRAUER (1885, 1892, 1895, 1897), CORTI (1895), Y. SJOSTEDT (1908), BAU (1909), POULTON (1908), ENDERLEIN (1899, 1901, 1911).

Position systématique de ces parasites. — Caractères de la sous-famille des *Gasterophilinæ* : imago et larve au 3e stade.

Aperçu synoptique des genres *Gasterophilus* LEACH et *Gyrostigma* BRAUER : larves au 3e stade et mouches adultes.

Genre *Gyrostigma* Brauer. — Caractères génériques : imago et larve au 3e stade. — Aperçu synoptique des espèces. 1. *Gyrostigma sumatrensis* Brauer. — Distribution géographique ; larve au 3e stade. — 2. *Gyrostigma conjungens* Enderlein. — Distribution géographique ; larve au 3e stade. — 3. *Gyrostigma meruensis* Sjöstedt. — Distribution géographique ; description de l'imago ; larve au 3e stade ; pupe. — *Gyrostigma Pavesii* Corti. — Synonymie ; distribution géographique ; description de l'imago ; larve au 2e et au 3e stade ; biologie de la mouche adulte ; ponte ; description de l'œuf ; larve au 1er stade.

Index bibliographique relatif aux larves parasites des Eléphants et des Rhinocéros.

Index alphabétique.

I. LES OESTRIDES DES ÉLÉPHANTS

Nous connaissons à l'heure actuelle cinq espèces de larves de Diptères parasites des Eléphants. L'Eléphant d'Afrique en héberge quatre, que nous avons toutes rencontrées au Congo Belge : deux habitent l'estomac et l'intestin, une l'œsophage, et la quatrième le derme de la plante du pied. Chez l'Eléphant d'Asie on n'en a signalé jusqu'à présent qu'une seule, gastricole ; mais il est certain que des recherches attentives en feront découvrir plusieurs autres chez ce Pachyderme. On trouve en effet dans les traités des soins à donner aux Eléphants, des renseignements en général assez vagues sur la présence de larves de Diptères dans différents organes de l'Eléphant d'Inde. C. H. Evans [1] signale la fréquence de ces parasites dans la province de Burma ; certains d'entre eux vivent dans des tumeurs de la peau, à la tête, aux oreilles et sur le corps. Il serait important de connaître l'histoire complète de ces larves cuticoles. On n'a pas jusqu'ici rencontré des parasites analogues chez l'Eléphant d'Afrique.

1. Larves de la plante du pied.

Ces larves curieuses ont été décrites pour la première fois par Grünberg en 1906 ; personne ne paraît les avoir signalées depuis. Ces parasites sont beaucoup plus rares que ceux du tube

[1] C. H. Evans, *Elephants and their diseases*. Rangoon, 1910, p. 214 et 268.

digestif et il nous a fallu examiner plusieurs Pachydermes avant de les découvrir.

Leur localisation dans la plante du pied est extrêmement intéressante, si l'on songe au poids énorme supporté par cette partie du corps. Au sujet de la position qu'occupent ces larves dans les tissus, nous devons les renseignements très précis qui suivent à l'obligeance de notre ami, M. James Chapin, du Musée d'Histoire naturelle de New-York, qui a lui-même extrait plusieurs de ces larves en préparant la dépouille d'un éléphant : « Nous avons rencontré ces larves dans les couches profondes du derme. En fait, nous ne les avons découvertes qu'en découpant la partie interne du derme en vue d'amincir la dépouille du pied. Cette couche dermique interne, dans laquelle se trouvent les larves est très épaisse et dure, presque cartilagineuse. Les larves y sont disposées assez irrégulièrement, leur orientation étant plutôt horizontale que verticale. Lorsque la couche dermique est enlevée par grattage, la peau elle-même montre de nombreux trous s'ouvrant à la face inférieure de la plante du pied et communiquant avec les galeries qu'occupent les larves. Il est possible que les larves soient entrées dans le pied par ces orifices. Comme les galeries ne se continuent pas au delà du derme, il est peu probable que les larves se rencontrent dans la pelotte de tissu conjonctif qui forme un épais coussinet à la plante du pied ; mais n'ayant pas examiné cette pelotte elle-même, nous n'oserions être affirmatif ».

Les larves décrites par Grünberg furent recueillies au Cameroun par Zenker, qui les aurait trouvées « dans le tissu adipeux de la plante du pied ».

Neocuterebra squamosa Grünberg, *Sitz. ber. Ges. Naturf. Freunde, Berlin*, 1906, p. 46, fig. 6-9. — Rodhain et Bequaert, *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, 1915, p. 765. — J. Bequaert, *Bull. American Mus. of Nat. Hist.*, XXV, 1916, p. 377.

Larves au troisième stade (fig. 1). — Corps biconvexe, régulièrement ovale, rétréci graduellement en avant et en arrière, guère aplati dorso-ventralement ; à partir du quatrième et jusqu'au dixième, les segments ont tous à peu près la même largeur. Pas de champs intermédiaires ni de bourrelets latéraux

distincts. Parfois certaines larves présentent à la face dorsale et ventrale de chaque côté un sillon longitudinal, plus ou moins rapproché des flancs, qui nous paraît dû à des contractions se produisant après la mort, dans le liquide conservateur ; certaines larves sont presque régulièrement cylindriques ou fusiformes au milieu, et la séparation des deux faces n'y est guère marquée que par une légère interruption de la spinulation. Coloration du tégument d'un jaune très pâle ou d'un blanc jaunâtre, la spinulation brune ou noire.

On peut distinguer onze segments, les deux segments céphaliques étant complètement fusionnés. Pseudocephalon très petit, aplati, rétracté dans le troisième segment, qui l'entoure d'un bourrelet par son bord antérieur ; deux très petits crochets buccaux, peu apparents, presque complètement rétractés dans l'orifice buccal et certainement sans fonction. Antennes ayant la forme de deux papilles très rapprochées, déprimées, portant chacune un seul point ocellaire net. Onzième segment (avant-dernier) fortement échancré au milieu à la face dorsale et ventrale, par suite saillant en dôme des deux côtés. Segment anal (douzième) très petit, plan, rétracté complètement dans l'échancrure du précédent, dont les bosses en dôme dépassent sur les

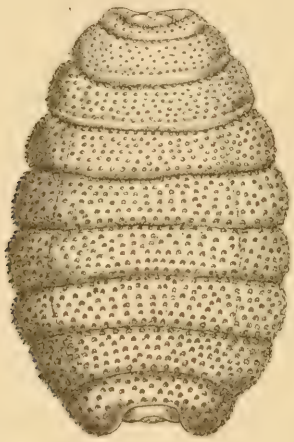


Fig. 1. — Larve de *Neocuterebra squamosa* Grünb. au 3e stade, vue de la face ventrale × 4.

flancs ; le segment anal est par suite seulement visible du dos et du ventre et est entièrement caché de profil.

Surface dorsale et ventrale parsemée régulièrement et uniformément d'écailles chitineuses arrondies ou dentées, très nombreuses. Le segment céphalique paraît inerme ; sous un fort grossissement on y découvre des rugosités incolores qui représentent des écailles rudimentaires. Sur les segments trois à onze les épines écailleuses sont à peu près dispersées uniformément ; elles font complètement défaut sur une large bande au bord postérieur de l'onzième segment et sur les sommets des dômes saillants latéraux qui terminent cet anneau. Les écailles sont insérées par une large base, aplaties, inclinées vers l'arrière, leur extrémité libre déprimée sur les segments antérieurs, relevés sur les anneaux postérieurs. Sur les segments trois à cinq, les écailles sont circulaires ou ovales, à bord libre simple, régulièrement arrondi ; sur les segments suivants par contre, leur bord libre est tronqué et terminé par une à trois dents larges et obtusément pointues. Les écailles du troisième segment sont petites et très faiblement colorées en brun pâle ; sur le reste du corps, leur couleur se fonce de plus en plus pour passer au noir sur l'onzième anneau. Leur nombre est à peu près le même partout, mais elles sont toujours largement espacées de façon à modifier très peu la couleur foncière des téguments. Segment anal inerme, sauf dans le fond du sillon qui le sépare de l'onzième anneau, où l'on trouve une rangée de très petites épines.

Larves métapneustiques, les stigmates antérieurs non visibles du dehors. Plaques stigmatiques postérieures au nombre de deux, complètement encloses dans une cavité profonde du segment anal ; cette cavité est fermée par deux lèvres falciformes laissant entre elles une étroite fente longitudinale Ces deux lèvres sont quelque peu chitinisées et peuvent à première vue être prises pour les stigmates postérieurs. Chaque plaque stigmatique est petite, ovale, pourvue de trois péritrèmes longuement elliptiques, horizontaux (transversaux), droits ou très faiblement courbés.

La suture arquée (le long de laquelle se détache l'opercule de la pupe) forme une ligne très fine sur les flancs des segments trois à cinq, se recourbe ensuite vers le milieu de la face

dorsale et va longer le bord postérieur du cinquième segment.

Longueur : 17 à 21 mm. ; largeur maximum : 8 à 11 mm.

Parasite cuticole de l'Eléphant d'Afrique (*Loxodon africanus* Blum.) et probablement répandu dans toute la région forestière du Centre africain. Ces larves sont connues à l'heure actuelle du Cameroun, d'où elles furent décrites par Grünberg, et du Congo Belge. Celles que nous avons étudiées proviennent de Likati (Bas-Ouellé, vers 3°20′ lat. N. et 24° long. E.) ; l'un de nous a aussi vu des specimens recueillis à Avakubi (Haut Itouri) par la Mission Lang et Chapin du Musée de New-York.

Tous nos essais pour éduquer la mouche de cet insecte ont échoué ; nos larves n'ont jamais voulu s'empuper. C'est là une lacune regrettable qu'il serait important de combler, car en l'absence de mouche adulte, il n'est guère possible de ranger ce parasite dans l'un des groupes connus de Myodaires. C'est un exemple curieux du peu de valeur qu'il convient d'attribuer aux caractères larvaires pour la classification des multiples espèces de ce groupe.

L'un de nous a dernièrement comparé les larves de *Neocuterebra squamosa* avec les parasites cuticoles du genre *Cuterebra* B. Clark (= *Cutiterebra* Scudder) [1]. Ce dernier genre est particulier aux deux Amériques et paraît offrir de nombreuses formes spécifiques sur ce continent. Plus de trente espèces ont été décrites sur des mouches adultes ; d'autre part on a fait connaître un certain nombre de larves, mais bien rarement les relations entre une larve donnée et la mouche qu'elle peut produire ont été établies définitivement. En particulier les caractères dont on pourrait se servir pour distinguer les diverses espèces de *Cuterebra* sur les larves, ne sont pas connus à l'heure actuelle.

Après examen d'un bon nombre de spécimens adultes de *Cuterebra* Clark, *Dermatobia* Brauer et *Pseudogametes* Bischof, nous pensons que ces trois genres rentrent dans le groupe des *Tachinidæ* comme il a été défini par Girschner [2] : Les soies hypopleurales sont présentes et nombreuses, mais elles sont piliformes et distribuées sans ordre apparent sur les hypopleu-

[1] J. Bequaert, 1916.

[2] Cfr. *Berliner entom. Zeitschr.*, XXXVIII, 1893, pp. 297-312 ; *Illustr. Wochenschr. f. Entom.*, I, 1896.

res; elles paraissent en quelque sorte dégénérées et rappellent ce qui s'observe à cet égard chez d'autres Muscides parasites (p. ex. chez les *Œstrinæ sensu stricto* et les *Hypoderminæ*). Les soies sternopleurales font complètement défaut. La courbe de la quatrième nervure longitudinale est bien marquée, sa branche redressée formant une nervure transverse apicale distincte. Le cuilleron thoracique (*squamula thoracalis*) est fortement développé et dépasse de beaucoup en arrière le bord du cuilleron alaire (*squamula alaris*). Les deux cuillerons sont contigus à la base et séparés par une échancrure étroite formant un angle aigu. Nous croyons que pour le surplus ces mouches offrent des affinités nombreuses avec nos *Œstrinæ* (*sensu stricto*) et les *Hypoderminæ*; comme ces deux derniers groupes, elles offrent une membrane ventrale très bien développée qui entoure complètement les sternites abdominaux relativement petits et quelque peu déprimés. Il nous paraît qu'à l'heure actuelle le plus pratique est de ranger les genres *Cuterebra*, *Pseudogametes* et *Dermatobia* dans une sous-famille particulière, les *Cuterebrinæ* [1]. Toutefois le seul caractère que nous ayons pu trouver pour ce groupe est la profonde fente orale dans laquelle est cachée la trompe coudée rudimentaire. Il faudra probablement faire aussi rentrer dans les *Cuterebrinæ* les genres *Rogenhofera* Brauer et *Bogeria* Austen que nous n'avons pu examiner par nous-mêmes.

Comme celles des *Neocuterebra* africains, les larves de *Cuterebra* ne fournissent pas de caractères morphologiques qui puissent être utilisés pour fixer leur position systématique. Pour autant que nous ayons pu découvrir, les larves de *Cuterebra* ne sont connues qu'au troisième stade; à première vue, elles présentent alors une ressemblance frappante avec beaucoup d'autres larves cuticoles d'affinités parfois très éloignées. Cette ressemblance est, pensons-nous, largement due à une adaptation convergente, produite par une vie parasitaire très semblable.

La morphologie externe des larves de *Cuterebra* et *Neocuterebra* est très similaire; la forme et l'aspect général du corps sont à peu près identiques et l'extrémité postérieure présente la même structure caractéristique. Chez *Neocuterebra* le dou-

[1] *Cutiterebrinae* Austen, *Ann. Mag. Nat. Hist.* (6), XV, 1895, p. 378.

zième segment est très petit, en fait plus petit que chez les larves de *Cuterebra* que nous avons pu étudier, et de plus ce segment est complètement rétracté dans l'onzième. Dans les deux cas, les crochets buccaux sont très grêles et probablement sans fonction ; de plus la spinulation est constituée par les mêmes épines aplaties, écailleuses, couvrant la surface du corps pour une très large part ; enfin, il n'y a pas trace de champs intermédiaires médians entre les segments. En ce qui concerne les bourrelets latéraux longitudinaux, nous ne croyons pas qu'il y ait autant de différence entre *Neocuterebra* et *Cuterebra* que ne l'a indiqué Grünberg (1906). Les figures de *Cuterebra emasculator* Fitch publiées dans *Insect Life*, I, 1889, p. 214, montrent ces bourrelets latéraux très fortement proéminents. Mais d'après ce que nous avons pu voir sur un bon nombre de larves, nous croyons que c'est là plutôt une apparence due au liquide conservateur. Les larves de *Cuterebra* doivent être à l'état vivant à peu près biconvexes, très légèrement ou guère aplaties dorso ventralement, quoiqu'un peu plus larges qu'épaisses.

Toutefois un examen plus attentif révèle dans la structure interne des larves de *Cuterebra* et *Neocuterebra* des différences aussi considérables qu'il est difficile d'admettre une affinité quelconque entre ces deux genres. Les larves de *Cuterebra* sont amphipneustiques ; les stigmates antérieurs sont très bien développés et dans les pupes ils deviennent très proéminents. Ces stigmates faisant saillie comme deux petites cornes, ont même été décrits comme des antennes, organes avec lesquels ils n'ont évidemment pas d'homologie. Les deux segments céphaliques (proto- et postcéphalon) sont bien séparés, le corps étant par suite composé de douze segments distincts. Chacun des bourrelets antennaires porte deux petits points ocellaires chitineux. Les deux plaques stigmatiques postérieures sont grandes, réniformes ou en demi-lune, librement exposées au fond du douzième segment rétracté et aisées à découvrir du dehors chez la plupart des spécimens. Ces plaques appartiennent au type dit « poreux » (comme celles d'*Œstrus* et *Hypoderma*), mais leur structure intime n'a jamais été étudiée.

En comparant ces caractères avec ceux que nous avons donnés plus haut pour les larves de *Neocuterebra*, on pourra se

convaincre que ce dernier genre ne peut être rangé rationnellement dans le voisinage des *Cuterebrinæ* d'Amérique.

Ces larves cuticoles des Eléphants s'écartent aussi fondamentalement de celles des *Hypodermina*, qui ont un mode de vie analogue, par la structure des plaques stigmatiques, les pièces buccales, l'absence de bourrelets latéraux, la rétraction du segment anal, etc.

C'est avec les larves cuticoles de certaines *Calliphorinæ* africaines du genre *Cordylobia* (en particulier de la forme de grand taille *C. rodhaini* Ged.), que le parasite de la plante du pied de l'Eléphant paraît offrir le plus d'affinités. La structure et la disposition des plaques stigmatiques postérieures, l'absence de bourrelets latéraux distincts, ainsi que la forme de la spinulation rappellent beaucoup ce qui s'observe chez les *Cordylobia*. Toutefois chez ces derniers, les segments céphalique et anal sont libres, les crochets buccaux sont vigoureux, les bourrelets antennaires sont gros, largement séparés et pourvus de deux ocelles ; enfin les plaques stigmatiques sont librement exposées.

2. Larves de l'œsophage.

Genre **Pharyngobolus** Brauer.

Verh. k. k. Zool. bot. Ges. Wien, XVI, 1866, p. 879; *Wiener entom. Zeitg.*, VI, 1887, p. 9 ; *Denkschr. k. Ak. Wiss. Wien, math. naturw. Cl.*, XLVII, Abth. 1, 1883, p. 37. — E. Bau, *Genera Insect. Œstrinæ*, 1906, p. 16.

Caractères génériques.

Larves au 3e stade. — Contour elliptique, l'extrémité postérieure à peine plus étroite que l'antérieure. Corps biconvexe sur une coupe transversale, légèrement plus plan à la face ventrale qu'à la face dorsale. Une paire de crochets buccaux. Bourrelets antennaires largement écartés à la base, pourvus chacun de trois points ocelliformes. Segment anal libre, largement arrondi à l'extrémité, la cavité stigmatique très profonde,

mais s'ouvrant à l'extérieur par une fente étroite entre deux lèvres qui se touchent ; bourrelet préanal bien développé, mais sans sillon transversal ; bourrelet médian postanal peu ou pas proéminent, transversal, à contour semi-circulaire, portant deux bosses indistinctes, mais dépourvu de protubérances coniques latérales. Spinulation abondante, non groupée en aires de reptation à la face ventrale, mais constituée par des ceintures complètes peu nombreuses d'épines assez grosses et courbées en crochet, qui alternent avec d'autres semblables mais plus petites. Larves amphipneustiques. Stigmates antérieurs bien développés. Plaques stigmatiques postérieures en forme de demi-lune, le faux-stigmate faisant saillie dans une profonde échancrure du bord interne ; les plaques sont criblées de nombreuses fausses ouvertures.

La seule espèce connue du genre est :

Pharyngobolus africanus Brauer (larve), *Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien*, XVI, 1866, p. 879, Tab. XIX, fig. 1 et 1 *a-c*. — E. Bau, *Genera Insect. Œstrin.*, 1906, p. 16. — Rodhain et Bequaert, *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, 1915, p. 766.

Larves dans l'œsophage de *Loxodon africanus* Blum., où elles sont fixées à la paroi, près du cardia. — Ce parasite est probablement répandu partout avec son hôte, mais on ne l'a signalé que très rarement jusqu'ici. La larve unique décrite par Brauer avait été recueillie chez un Eléphant d'Afrique mort au Jardin zoologique de Vienne et depuis lors il n'a plus été question de ce parasite. Au Congo belge, nous avons rencontré *Pharyngobolus* chez tous les Eléphants que nous avons eu l'occasion d'examiner dans la région de l'Ouéllé ; aux stations d'élevage d'Ouere-Ango et d'Api nous avons pu nous procurer des larves dans les excréments frais. Il serait intéressant de rechercher l'existence de *Pharyngobolus* chez l'Eléphant d'Asie.

Larves au troisième stade (fig. 2, A). — Contour elliptique ; la larve environ deux fois et demie aussi longue que large ; les exemplaires que nous avons pu étudier et que nous rapportons au troisième stade étaient de taille très variable ; les deux plus petits mesurent 14 à 17 mm. de long sur 5,5 à 7 mm. de plus grande largeur ils sortent visiblement de leur mue, car les épines

sont couchées et aplaties, d'un blanc sale, la pointe seule brune ; toutes nos autres larves sont très grandes, de dimensions beaucoup plus fortes que celles indiquées par Brauer : elles atteignent 25 à 29 mm. de long sur 10 à 11 mm. de largeur maximum.

Sur une coupe transversale la partie antérieure est nettement aplatie dorsoventralement, fortement convexe à la face dorsale, légèrement convexe ou même plane à la face ventrale ; vers le milieu la larve, quoique nettement aplatie, est biconvexe ; aux deux derniers anneaux, elle devient presque cylindrique. L'extrémité postérieure est à peine plus étroite que l'antérieure ; l'anneau céphalique (1 + 2) et le troisième segment sont légèrement plus étroits que le quatrième ; l'avant-dernier et le dernier sont successivement plus étroits ; les autres anneaux sont tous de même largeur. Les anneaux antérieurs ont tous à peu près la même longueur ; celle-ci augmente progressivement et très faiblement aux segments neuf à douze. Sur les flancs on observe, sur chacun des anneaux trois à neuf, trois bourrelets latéraux superposés, assez mal délimités, particulièrement ceux de la rangée supérieure ; tous sont orientés vers le dos, de sorte que la rangée inférieure forme en même temps le bord latéral du corps ; aux anneaux dix et onze, le bourrelet latéral supérieur s'efface et le douzième segment a comme de coutume une conformation particulière.

Le pseudocéphalon (1 + 2) est orienté complètement vers la face ventrale de sorte qu'il n'est guère visible sur la larve vue de dos ; il en résulte aussi que sa portion dorsale est bien développée, semi-circulaire, tandis que sa partie ventrale est très réduite. Crochets buccaux très vigoureux, dirigés vers la face ventrale, ayant la forme de griffes ; leur partie libre pointue, fortement recourbée et aussi longue que la partie basale ; sur la ligne médiane du corps les deux crochets, qui divergent un peu vers l'extérieur, sont séparés par un léger bourrelet longitudinal. Les deux bourrelets antennaires sont placés au-dessus des crochets et un peu sur les côtés ; ils ont la forme de papilles, sont très largement séparés à la base et leur extrémité arrondie porte trois anneaux chitineux ocelliformes ; deux d'entre ces anneaux sont rapprochés en une paire à la pointe même ; le troisième est plus petit, moins coloré et est placé loin des

autres, vers la face inférieure du bourrelet. Un pli profond, placé en arrière des antennes, sépare à la face dorsale le protocéphalon du postcéphalon ; la surface dorsale de ce dernier est divisée par des plis longitudinaux en six bourrelets, formant une paire médiane et deux paires latérales.

Le segment anal (douzième) est largement arrondi en demi-

Fig. 2. — *Pharynogobolus africanus*. Br

A. Larve au troisième stade vue de la face dorsale. B. Larve au deuxième stade vue du profil. × env. 4.

cercle à l'extrémité postérieure, non tronqué, mais divisé en arrière par une longue et profonde fente horizontale en une partie dorsale et une partie ventrale, toutes deux sensiblement de même longueur. On voit, un peu en arrière du bord antérieur, un profond sillon transversal qui fait le tour du corps et au-delà duquel le douzième segment est nettement moins large et moins épais ; il en résulte l'apparence d'un anneau supplé-

mentaire intercalé entre l'onzième et le douzième, et qu'il est difficile de rattacher à l'un plutôt qu'à l'autre de ces deux segments ; mais la présence de spinulation à la face ventrale de cet anneau supplémentaire (spinulation paraissant homologue de celle qui garnit le bord antérieur des segments précédents) nous porte à le rattacher au segment anal. — La portion postérieure dorsale de l'anneau terminal est semi-circulaire et sa surface antérieure est irrégulièrement bosselée ; son bord terminal libre forme un bourrelet garni de quatre tubercules superficiels, placés à égale distance l'un de l'autre ; ce bourrelet surplombe la cavité stigmatique. Sur la portion postérieure ventrale se voit un léger sillon transversal, au fond duquel s'ouvre l'anus. Le bourrelet préanal supérieur, très large, est renflé de part et d'autre sur les côtés en une bosse arrondie ; il constitue le plancher de la cavité stigmatique. Le bourrelet postanal (inférieur) ambulatoire (Nachschieber), est transversal, peu proéminent, à contour semi-circulaire ; un faible sillon longitudinal le divise à l'extrémité en deux bosses superficielles.

A la face dorsale, il existe des champs intermédiaires fusiformes bien développés entre les anneaux cinq à onze. A la face ventrale, on n'en voit pas de traces, mais chaque segment, à partir du cinquième jusque et y compris l'onzième, y présente à peu près à mi-longueur un profond sillon transversal s'arrêtant en avant des bourrelets latéraux ; chacun de ces anneaux montre un autre sillon, moins bien marqué, en arrière de la rangée antérieure d'épines.

Larves amphipneustiques. Stigmates antérieurs bien développés, fonctionnels, situés de chaque côté au fond du sillon qui sépare le postcéphalon du troisième segment. Ils ont l'apparence de deux boutons épaissis chitineux, d'un brun pâle. — Cavité stigmatique postérieure profonde, constituée par une forte excavation de la face inférieure du segment dorso-anal ; cette cavité communique avec l'extérieur par une fente longue et étroite, à peu près complètement fermée par les deux lèvres du bord postérieur du segment anal. Les plaques stigmatiques postérieures ne sont par suite pas visibles du dehors ; elles sont disposées sur le plafond de la cavité stigmatique et sont réniformes ou en demi-lune. Ces plaques sont grandes, placées perpendiculairement, près l'une de l'autre, de façon à ne lais-

ser entre elles qu'un faible espace libre qui est à peu près aussi large en haut qu'en bas ; leur bord interne est rectiligne et présente au milieu une profonde échancrure presque circulaire, occupée par le faux-stigmate ; ce dernier est de même consistance et de même coloration que le reste de la plaque. La constitution intime de la plaque ne paraît pas différer essentiellement de ce qu'on observe chez *Œstrus*.

Spinulation : Sur la larve adulte les épines ont la forme de cônes chitineux entièrement d'un brun noir, à base large, la pointe légèrement recourbée en crochet. Chez les jeunes larves du troisième stade, au sortir de la mue, les épines sont déprimées ; leur large base est incolore et molle, leur pointe seule est chitinisée et d'un brun pâle.

Sur le segment céphalique, la spinulation couvre complètement le bourrelet labial inférieur (à la face ventrale), mais y est très fine et serrée ; elle se continue vers le haut au bord antérieur du postéphalon (à la face dorsale) qui porte deux rangées irrégulières de très petites épines en rétroversion ; souvent aussi on trouve quelques épines un peu plus fortes sur les côtés en arrière des bourrelets dorsaux.

Sur les segments trois à dix, la spinulation forme des couronnes faisant le tour complet du corps ; chaque segment porte deux de ces couronnes, l'une au bord antérieur comportant en principe deux à trois rangées d'épines ; l'autre un peu au-delà du milieu, se compose toujours d'une rangée régulière de très fortes épines en rétroversion. — Sur le troisième segment, la spinulation antérieure est un peu plus abondante : à la face dorsale, on y trouve une rangée d'épines assez fortes dirigées vers l'avant, suivie de deux rangées irrégulières d'épines très petites en rétroversion ; à la face ventrale, la spinulation est encore plus abondante, mais extrêmement fine ; elle couvre près du tiers antérieur et on y distingue trois à quatre rangées. — Sur les segments suivants la spinulation est toujours en rétroversion. — Sur les quatrième à dixième anneaux, les épines du bord antérieur forment deux rangées à la face dorsale, la première très forte et toujours continue, la seconde plus faible et ordinairement interrompue sur la ligne médiane ; à la face ventrale, on compte deux ou trois rangées, la première la plus forte séparée de la suivante, plus faible, par un léger sillon

transversal. — La spinulation post-médiane forme des couronnes continues sur tous les segments, sauf sur le dixième où la rangée d'épines est largement interrompue sur le milieu de la face dorsale.

Sur l'onzième segment, la spinulation de la face dorsale est réduite à une rangée, parfois interrompue au milieu, d'épines quelque peu rudimentaires, placées au bord antérieur ; la rangée post-médiane manque ; à la face ventrale, les épines offrent la même disposition que sur les segments antérieurs. — Le douzième segment est à peu près inerme à la face dorsale ; seul le bourrelet terminal, formant la lèvre supérieure de la fente stigmatique, porte à sa face interne de nombreuses, mais petites épines ; à la face ventrale la partie antérieure seule porte une ou deux rangées d'épines obtuses et courtes (sur l'anneau supplémentaire intercalé entre les segments onze et douze) ; en outre la face supérieure du bourrelet postanal présente une rangée d'épines de moyenne grosseur, crochues, recourbées vers le haut.

La couleur générale des larves est d'un jaune paille ou d'un jaune brunâtre ; le tégument est résistant, coriace, presque corné et diffère beaucoup au point de vue de la consistance de celui des larves d'*Œstrus*. Lorsque les larves ont achevé leur croissance, la surface des segments onze et douze devient plus foncée ; il apparaît même alors quelques taches mal délimitées, d'un brun rougeâtre, sur le douzième anneau. Les épines sont d'un brun noir ; les crochets buccaux et les plaques stigmatiques postérieures sont franchement noirs.

Larves au deuxième stade (fig. 2, B). — Les larves que nous rapportons à ce stade sont de taille variable ; certaines d'entre elles ne mesurent que 10 mm. de long sur 3 mm. de large ; d'autres atteignent 22 mm. sur 5 mm. Toutes se caractérisent par leur forme vermiculaire allongée ; elles sont environ quatre fois aussi longues que larges et en général presque cylindriques, tout au plus légèrement aplaties dorso-ventralement aux segments antérieurs.

Pour le surplus, leur morphologie ne diffère pas essentiellement de celle des larves adultes. Le segment céphalique est un peu moins recourbé vers la face ventrale de sorte que sa partie dorsale se voit un peu d'en haut ; les crochets buccaux sont

déjà très vigoureux; les bourrelets antennaires sont un peu moins prononcés, mais présentent déjà trois points ocellaires. — La cavité stigmatique postérieure est moins profonde et la fente qui y mène plus largement ouverte, de sorte que l'on aperçoit un peu les plaques stigmatiques du dehors.

Les stigmates antérieurs ne paraissent pas fonctionnels; à leur place on trouve un léger enfoncement incolore du tégument, qui laisse voir par transparence la terminaison du tronc trachéen. Les plaques stigmatiques postérieures sont d'un brun pâle et ont sensiblement la même forme qu'au troisième stade, mais elles sont relativement plus petites et beaucoup plus écartées l'une de l'autre; leur bord interne présente une profonde échancrure non-chitinisée, presque circulaire, portant au centre sous forme d'un point noir la cicatrice de l'orifice stigmatique du premier stade.

La spinulation offre dans ses gros traits la même disposition qu'au troisième stade : A la face dorsale, la rangée post-médiane des neuvième et dixième segments, ainsi que la rangée antérieure du dixième sont souvent plus ou moins interrompues au milieu; la rangée antérieure de l'onzième est rudimentaire ou absente. A la face ventrale, l'anneau supplémentaire, intercalé entre les onzième et douzième segments, est en règle générale inerme; rarement on y trouve quelques traces d'épines.

La coloration générale est d'un jaune de paille; les crochets buccaux sont noirs; les épines ont une base élargie d'un brun pâle; seule une courte pointe est d'un brun noir.

Pupes. — Les larves adultes se détachent des parois de l'œsophage et se laissent entraîner à travers l'estomac et les intestins, pour être expulsées par l'anus; on les trouve au matin dans les excréments fraîchement déposés; elles s'enfoncent dans le sol avant de s'empuper, de sorte que l'on ne rencontre pas de pupes dans les déjections anciennes.

Les pupes que nous avons obtenues de larves adultes expulsées naturellement, mesuraient environ 15 mm. de long sur 8 mm. de plus grande largeur; leur contour vu de dessus était à peu près régulièrement ovale; le bord antérieur était arrondi-obtus, le bord postérieur légèrement plus large, parabolique. Vue de profil, la pupe offre une face dorsale fortement convexe, un peu plus renflée en arrière du milieu, très légèrement

abaissée en avant ; la face ventrale est faiblement convexe ou presque plane. Les stigmates antérieurs apparaissent en avant sous forme de petits boutons jaunes frisés. Les anneaux postérieurs sont fortement contractés et leurs segments plissés et ridés ferment partiellement l'entrée de la cavité stigmatique. Coloration d'un noir légèrement vernissé. — La nymphose dure 20 à 21 jours (dans nos observations, du 27 août au 18 septembre).

Imago. — Les deux mouches adultes (♂ et ♀) que nous avons obtenues d'éclosion sont très mal venues, de sorte qu'il nous est impossible de les décrire et de fixer les caractères de ce genre à l'état adulte, ainsi que sa position systématique.

Nous croyons pourtant pouvoir assurer que ce genre n'a guère de rapports avec les *Œstrinæ* s. str. et nous serions plutôt tentés de le rapprocher des *Pharyngomyia* Schin. et *Cephenomyia* Latr.

3. Larves gastricoles.

Les larves gastricoles sont très communes chez les Éléphants et cependant elles ont été fort peu étudiées jusqu'ici ; ces études ont été faites le plus souvent sur des matériaux obtenus en Europe chez des animaux tenus en captivité ; il n'est pas étonnant dès lors que les rares descriptions que l'on en possède soient très incomplètes. En ce qui concerne celles de l'Eléphant d'Afrique, nous avons reconnu qu'il en existe au moins deux types, se rencontrant simultanément chez le même animal : ces deux espèces sont très différentes, tant par les caractères larvaires que par ceux de l'adulte, au point que nous serions portés à les ranger dans des genres distincts. Il est donc nécessaire de reprendre dans l'ordre chronologique les données publiées antérieurement sur ce sujet, afin de montrer jusqu'à quel point elles peuvent se rattacher à nos propres observations.

Historique. — En 1866, Cobbold (*Catalogue of Entozoa Mus. Roy. Coll. Surgeons*, p. 24) signale pour la première fois sous le nom d' « Œstrus of the elephant » des larves recueillies dans l'estomac d'un Eléphant d'Afrique, au Zambèze, par Kirk, lors de l'expédition envoyée à la recherche de Livingstone. En 1878, Steel (*Medical Examiner*, p. 886) étudia des parasites analogues

trouvés dans un Eléphant d'Inde, mort dans un cirque en Angleterre, et leur donna le nom d'*Œstrus elephantis*.

En 1881 et 1882, Cobbold, dans un travail d'ensemble sur les parasites des Eléphants (*Journ. Linn. Soc. Zool.*, XV, p. 333 et *Trans. Linn. Soc. Zool.*, [2], II, pt. 4, p. 246, fig. 12), réunit sous la dénomination commune de *Gastrophilus elephantis* les larves étudiées par lui-même d'Afrique en 1866 et celles d'origine asiatique décrites par Steel en 1878.

En 1887, Brauer (*Wien. entom. Zeitg.*, VI, p. 217-223, Tab. III) étudia très complètement les larves gastricoles de l'Eléphant d'Inde ; il les rangea dans un genre nouveau *Cobboldia;* il applique avec raison à l'espèce d'Asie le nom de *Cobboldia elephantis* (Steel) et l'assimilation à la même espèce des larves d'Afrique lui paraît douteuse [1].

En 1893, R. Blanchard (*Bull. Soc. entom. France*, p. CXXX-CXXXII, fig. 4) put revoir les larves recueillies par Kirk au Zambèze et, par comparaison avec le travail de Brauer, reconnut définitivement l'erreur de Cobbold.

Voici ce qu'il écrit à propos des parasites de Kirk : « La larve extraite de l'estomac de *Elephas africanus* ressemble sans doute à la précédente (= *Cobboldia elephantis* Steel, de l'Inde), mais en diffère pourtant par des particularités importantes. Elle est longue de 14 mm. et large de 5 mm. 5. Sur chacun des flancs on voit trois crêtes longitudinales s'étendre du 4e au dernier anneau ; les bourrelets fusiformes n'existent point. Le 1er anneau porte à son extrémité une demi-couronne d'épines en antéversion, qui lui fait une sorte de diadème ou d'auréole. Les anneaux 3 et 4 ont leur bord antérieur occupé par un rang d'épines en antéversion, qui s'atténuent ou disparaissent même à la face ventrale. Les anneaux 5 et 6 portent à leur bord antérieur une double couronne d'épines : la rangée antérieure est en antéversion, la postérieure est en rétroversion. L'anneau 7 présente la même disposition mais seulement à la face ventrale ; à la face dorsale il n'y a qu'un rang d'épines en rétroversion. Les anneaux 8 et suivants portent aussi au bord antérieur une

[1] Les larves examinées par Brauer en 1887 furent recueillies chez un Eléphant d'Inde, mort à bord d'un navire à Aden : nous reproduisons plus loin (p. 407) la description complète de ces parasites.

rangée d'épines en rétroversion » (1). La figure qui accompagne cette description ne donne manifestement qu'une idée incomplète du parasite ainsi qu'il ressort de la présence de 2 papilles seulement à la lèvre supérieure du segment anal ; il n'est pas douteux que cette larve se termine en arrière par 6 papilles comme celles de toutes les autres *Cobboldia*. Il est très probable que ce parasite appartient à l'espèce que nous décrirons plus loin en détail sous le nom de *Cobboldia loxodontis* ; mais seul l'examen des spécimens pourrait nous fournir une certitude à cet égard (2). Le dessin de Blanchard montre le bord antérieur inerme à la face dorsale sur les segments dix à douze, à la face ventrale sur les segments onze et douze, mais la rétraction des anneaux peut avoir caché partiellement la spinulation.

Un grand progrès fut réalisé en 1897 par Brauer, qui réussit à obtenir la mouche de *Cobboldia elephantis* Steel, en partant de larves adultes expulsées naturellement par un Eléphant de l'Inde, au Jardin zoologique de Vienne (v. plus loin, p. 410). A ce propos, Brauer examine aussi des larves recueillies par Neumann chez un Eléphant en Afrique orientale et les compare à la description et aux figures de Blanchard ; il n'ose pourtant pas se prononcer sur l'identité de ces deux parasites : il s'agit pour lui soit d'une autre espèce, soit d'un autre stade. Les larves africaines de Brauer, nommées par lui *Cobboldia elephantis africani* seu *loxodontis* (*Denkschr. K. Ak. Wiss. Wien., math. naturw. Cl.*, LXIV, p. 267), ressemblent fort à celles de *Cobboldia elephantis* d'Asie ; elles en diffèrent par les neuvième, deuxième et onzième bourrelets latéraux supérieurs inermes (chez l'espèce de l'Inde, l'onzième seulement), par l'onzième bourrelet latéral inférieur inerme (spinuleux chez *C. elephantis*) ; à la face dorsale, le bord antérieur des anneaux dix, onze et douze est dépourvu d'épines (chez l'autre espèce, seulement les anneaux onze et douze) ; à la face ventrale, les épines existent au bord antérieur des anneaux neuf à douze, mais elles sont rétractées sous les bords postérieurs des segments précédents

(1) Nous avons conservé la numération des segments donnée par l'auteur.

(2) Ces larves de Kirk furent trouvées par R. Blanchard dans la collection helminthologique de l'Hunterian Museum (flacon n° 197) à Londres, où elles existent sans doute encore actuellement.

(il en est de même chez l'espèce asiatique) ; les épines les plus fortes se trouvent au bord antérieur et sur les flancs des segments cinq à huit. Longueur : 25 mm. ; largeur au neuvième anneau : 7 mm. [1]. Ces larves de Brauer appartiennent, pensons-nous, à la même espèce que celles que nous décrivons plus loin sous le nom de *Cobboldia loxodontis* ; mais l'existence simultanée de deux parasites gastricoles différents chez le même Eléphant, laisse encore au sujet de cette assimilation quelques doutes ; ceux-ci ne pourront être levés que par comparaison de notre description avec les larves africaines conservées au Musée de Vienne.

Les seules autres indications que nous ayons pu trouver relatives aux parasites gastricoles des Eléphants se réduisent aux observations récentes de Roubaud (*Et. faune paras. Afr. occ. franc.*, 1er fasc., 1914, pp. 204-206, fig. 60-61) sur des larves provenant d'Odienné (Haute-Côte d'Ivoire) ; nous avons pu examiner nous mêmes ces matériaux et avons reconnu qu'ils appartiennent à l'espèce que nous dénommons ci-après *Cobboldia loxodontis*.

Les nombreuses larves que l'un de nous a pu recueillir au Congo belge et dont il a pu éduquer les mouches, appartiennent à deux espèces très distinctes, qui à notre avis pourraient même se ranger dans deux genres différents. L'une nous paraît être *Cobboldia loxodontis* Brauer, connue jusqu'ici à l'état larvaire seulement ; nous avons décrit l'autre, qui était inédite, sous le nom de *Cobboldia chrysidiformis*.

Position systématique des parasites gastricoles des Eléphants. — Comme on connaît à l'heure actuelle l'histoire complète de trois espèces gastricoles chez ces Pachydermes, il nous paraît utile de nous arrêter un peu plus longuement sur la place que doivent occuper ces parasites dans le groupe des Myodaires.

Brauer avait reconnu, par l'étude des larves seules, que *Cobboldia* s'écartait profondément des autres types d'Œstrides et avait dû par suite modifier sérieusement les caractères de ses *Œstridæ gastricolæ*. Plus tard la découverte de la mouche adulte vint compliquer la chose, au point qu'après une longue

[1] Nous avons modifié la numération des segments de façon à la faire concorder avec celle usitée dans le présent travail.

discussion, Brauer ne parvint pas à classer ce genre d'une manière satisfaisante.

En réalité, *Cobboldia* ne peut se ranger dans aucun des groupes admis précédemment chez les Myodaires, et il y a lieu de créer pour ce genre une sous-famille particulière ; le fait a été reconnu par G. Enderlein en 1911 (*Stettiner entom. Zeitg.*, LXXII, p. 145) ; cet auteur rattache avec raison ses *Cobboldiinæ* à la famille des *Anthomyidæ* de Girschner, caractérisée par l'absence de soies hypopleurales.

Subfam. **Cobboldiinæ** G. Enderlein, 1911.

Rodhain et Bequaert, *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, 1915, p. 777.

Caractères généraux. — *Imago :* Ocelles bien développés ; pièces buccales rudimentaires, mais bien visibles ; palpes bien développés, très longs et renflés en massue. Suture transverse médiane du dorsulum continue au milieu. Ailes à membrane régulièrement ridée ; quatrième nervure longitudinale nettement recourbée en une nervure transverse apicale dépourvue d'appendice au coude et qui s'arrête sur la costale ou sur la troisième nervure longitudinale. Cuillerons alaire et thoracique contigus, séparés par un angle aigu ; le cuilleron thoracique très développé, prolongé vers le dehors et vers l'intérieur, atteignant les bords du scutellum et cachant complètement les balanciers. Pas de traces de soies hypopleurales ni d'autres machrochètes au thorax. Abdomen composé en apparence de quatre tergites visibles, les premier et deuxième étant fusionnés ; membrane ventrale très largement développée ; ovipositor ♀ extensible, composé de quatre anneaux, le dernier terminé par une paire de stylets très courts. Hypopygium ♂ gros, formant une bosse nette, replié sous le dernier tergite ; crochets supérieurs (forcipes superiores) soudés en un lobe unique, arrondi-cordiforme ; crochets inférieurs (paralobes, forcipes inferiores) libres, courbés vers l'intérieur ; fulcrum pénis dirigé en avant. Cinquième sternite abdominal ♂ fendu profondément sur la ligne médiane.

Larves au troisième stade. — Gastricoles chez les Proboscidés.

— Une seule paire de crochets buccaux; bourrelets antennaires largement écartés l'un de l'autre, non entourés d'un anneau de chitine à la base, pourvus de deux points ocellaires; douze anneaux distincts, les deux premiers (pseudo-céphalon) assez nettement séparés l'un de l'autre; le douzième libre, réuni par une large base au précédent; cavité stigmatique postérieure fermée par deux lèvres garnies de papilles coniques. Larves amphipneustiques : stigmates antérieurs bien visibles entre le deuxième et le troisième segment sous forme d'anneaux chitineux; plaques stigmatiques postérieures (fig. 3) pourvues chacune de trois péritrèmes en forme de fentes droites, avec des travées chitineuses internes anastomosées par alternance.

Genre unique **Cobboldia** Brauer.

Wien. entom. Zeitg., VI, 1887, p. 218, Tab. III (larve); *Denkschr. K. Ak. Wiss. Wien, math. naturw. Cl.*, LXIV, 1897, p. 264 (imago). — E. Bau, *Genera Insect. Œstrinæ*, 1906, p. 8. — Rodhain et Bequaert, *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, 1915, p. 778.

Les caractères génériques sont ceux de la sous-famille.

Génotype : *Œstrus elephantis* Steel, 1878.

Système respiratoire des larves de Cobboldia au troisième stade. — Enderlein (*Sitz. Ber. K. Ak. Wiss. Wien, math. naturw. Cl.*, CVIII, Abth. 1, 1899, p. 235-303, Tab. I-III) en a fait une étude détaillée pour *Cobboldia elephantis* (Steel). Comme la structure des organes respiratoires est sensiblement la même chez les diverses espèces du genre, nous croyons utile d'en indiquer les points essentiels.

1. *Stigmates postérieurs.* — Le segment anal s'invagine à sa face postérieure de façon à former un gros *repli stigmatique externe* circulaire, divisé en deux lèvres : l'une dorsale et pourvue de quatre protubérances coniques, l'autre ventrale et aplatie; ce repli en présente un autre intérieurement, le *repli stigmatique interne*, également divisé en deux lèvres, dont la dorsale est très peu développée, la ventrale par contre fort

saillante et terminée par deux protubérances coniques. La lèvre dorsale externe peut se fermer contre la lèvre ventrale interne, de façon à cacher presque complètement les plaques stigmatiques. Le repli stigmatique interne se relie au bord des plaques, après avoir formé tout autour de celles-ci un très court, mais profond *sillon annulaire*.

Les deux plaques stigmatiques (fig. 3) sont contiguës sur la ligne médiane, et leur ensemble forme une pièce chitineuse rhombique, à angles largement arrondis, à bord ventral presque rectiligne, à bord dorsal profondément échancré au milieu ; de

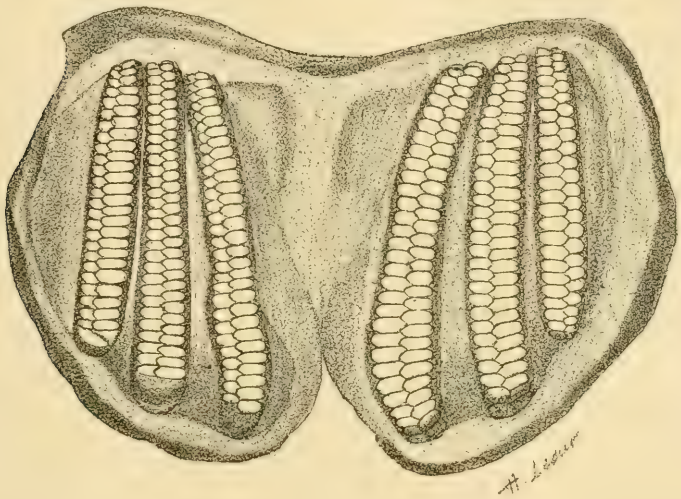


Fig. 3. — Plaques stigmatiques postérieures de *Cobboldia loxodontis* Br. au troisième acte. × 50.

part et d'autre de la ligne médiane, qui est occupée dans sa partie inférieure par la faible cicatrice décolorée des stigmates du deuxième stade, on trouve trois *péritrèmes* (ou arcades) droits et parallèles, verticaux, faiblement obliques vers l'angle inféro-externe de la plaque. Chaque péritrème a une longueur médiocre, atteignant 1,3 mm. chez *C. elephantis*. La plaque limite intérieurement une vaste cavité plus ou moins hémisphérique, la *chambre à air*, dans laquelle débouchent à la paroi antérieure six paires de gros troncs trachéens : quatre paires de larges troncs coniques périphériques, une paire médiane

dorsale de trachées latérales et une paire médiane ventrale de trachées intestinales ; ces deux paires médianes beaucoup plus étroites. Immédiatement en arrière de la plaque stigmatique, la paroi de la chambre à air présente une saillie chitineuse annulaire très peu prononcée.

La surface interne de la plaque est constituée par un tissu spongieux chitineux médiocrement développé ; sa surface externe comporte une *membrane cuticulaire*, qui est amincie au dessus des péritrèmes et présente au niveau de chacun de ceux-ci une fente (ouverte d'après Enderlein) ; cette fente, très étroite (large d'environ 0.005 mm.), occupe toute la longueur du péritrème et ses bords sont garnis de soies chitineuses excessivement fines. Les divers péritrèmes sont séparés par des *poutres de support*, résultant d'un fort épaississement interne de la membrane cuticulaire ; un anneau solide, épaissi, de même origine, existe à la périphérie de chaque plaque stigmatique. A l'intérieur de chaque péritrème, on trouve de part et d'autre de la fente, une série (d'environ 30) *demi-crampons* chitineux, transversaux, en quart de cercle, insérés d'une part sur la face interne de la membrane cuticulaire dont ils maintiennent ainsi la fente suffisamment étroite pour qu'il ne puisse y entrer de liquides étrangers ; à l'autre bout les demi-crampons s'amincissent vers l'intérieur en tiges chitineuses qui s'anastomosent par alternance aux tiges de la série opposée, de façon à former sous la fente du péritrème une ligne médiane en zigzag.

2. *Stigmates antérieurs.* — Chacun d'entre eux se compose essentiellement d'une *poche à air*, à paroi solide et fortement chitinisée, mesurant environ 3/4 de mm. de long et surmontée par un *entonnoir* très court et très large, débouchant à l'extérieur ; la trachée aboutit à la poche à air par l'intermédiaire d'un *manchon* très court, suivi d'un col étranglé. Dans le fond de l'entonnoir, la face externe de la poche à air porte quatre *bourrelets stigmatiques* à contour sinueux, parsemés assez irrégulièrement d'un certain nombre d'*ouvertures stigmatiques* qui mènent directement à la poche à air. La paroi interne de cette dernière est densément tapissée de *chitine spongieuse*.

3. *Système trachéen.* — Les quatre paires de troncs trachéens coniques se ramifient dès leur origine de tous les côtés en branches, puis en ramifications plus fines ; ces dernières aboutissent

chacune à une *cellule trachéenne* arrondie, dans l'intérieur de laquelle la trachée se résoud en nombreuses capillaires. Les deux trachées latérales traversent le corps dans toute sa longueur et émettent à des intervalles réguliers une série de branches (une par segment) qui se renflent immédiatement en *vessies trachéennes*, véritables réservoirs à air ; l'extrémité rétrécie de ces vessies se ramifie en capillaires ; la vessie trachéenne antérieure est un peu moins grosse et s'atténue dans le manchon de la poche à air du stigmate antérieur. Les deux trachées intestinales envoient des ramifications simples vers les parois du tube digestif.

Les trois espèces connues du genre *Cobboldia* peuvent se distinguer comme suit :

A. — LARVES AU TROISIÈME STADE

1. *a*) Longueur : 14 à 15 millimètres. Une protubérance conique papilliforme sur les bourrelets latéraux des huitième à onzième segments. Spinulation absente au bord antérieur des segments dix à douze, à la face ventrale (parfois un petit groupe latéral au dixième), et des segments huit à douze à la face dorsale (parfois un petit groupe latéral au huitième).

. . . . . *C. chrysidiformis* Rodh. et Beq.

b) Larves plus grandes, atteignant 20 à 26 millimètres de long, dépourvues de protubérances coniques latérales sur les segments huit à onze. Spinulation plus abondante. 2

2. *a*) A la face dorsale, le bord antérieur des segments onze et douze est complètement inerme (d'après Brauer, il en serait de même pour le 10e, mais chez nos larves nous y avons toujours trouvé des petits groupes latéraux d'épines); bourrelets latéraux inermes à la face dorsale aux anneaux neuf à onze, à la face ventrale à l'onzième.

. . . . . *C. loxodontis* Brauer.

b) Larve très semblable à la précédente : d'après Brauer la spinulation est un peu plus développée ; elle existe très nettement au bord antérieur du dixième anneau dorsal : ainsi que sur les bourrelets latéraux dorsaux des neuvième et dixième segments, et ventraux de l'onzième.

. . . . . *C. elephantis* (Steel).

B. — MOUCHES ADULTES

1. *a*) Corps non déprimé, cylindrique ; tergite basal de l'abdomen portant à la base une forte dépression médiane en selle, limitée de part et d'autre par une bosse. Tête rhombique de profil, à front peu saillant ; arêtes nasales sans vibrisses ; antennes courtes, le troisième article à peu près aussi long que large, le deuxième pourvu de trois larges bosses qui ne recouvrent pas la base du troisième article. Téguments à sculpture assez grossière, d'un vert métallique brillant, à reflets bleuâtres ou violacés,

passant parfois au rouge cuivreux. Ailes hyalines, faiblement jaunâtres; cuillerons d'un blanc jaunâtre; première cellule marginale postérieure complètement fermée. Longueur : 11 à 13,5 mm.
. . . . . *C. chrysidiformis* Rodh. et Beq.

b) Corps plus ou moins déprimé, particulièrement au thorax, dépourvu de callosités latérales à la base du premier tergite. Tête presque triangulaire de profil, à front très saillant; arêtes nasales à fines vibrisses; antennes allongées, le troisième article nettement plus long que large. Ailes noires-enfumées, parfois plus claires au bord postérieur 2

2. *a*) Antennes à deuxième article court, non lobé à l'extrémité, superficiellement divisé en trois bosses. Coloration différente dans les deux sexes : ♀ à thorax d'un bleu métallique très foncé, luisant, à abdomen noir couvert d'un velouté grisâtre; ♂ à thorax et abdomen uniformément bleu métallique luisant. Ailes noires-enfumées, avec une zone terminale et postérieure plus claire chez la ♀; cuillerons enfumés, noirs; première cellule marginale postérieure toujours fermée et nettement pédonculée. Longueur : 10 à 12.5 mm. . . . . *C. loxodontis* Brauer.

b) Antennes à deuxième article fendu à l'extrémité en trois longs lobes qui recouvrent la base du troisième article. Coloration semblable dans les deux sexes : thorax et abdomen noirs, sans reflet métallique. Ailes noires enfumées dans toute leur étendue chez la ♀ et le ♂; cuillerons d'un blanc de lait; première cellule marginale postérieure en règle générale ouverte sur la costale, rarement fermée. Longueur : 12 à 21 mm.
. . . . . *C. elephantis* (Steel).

1. Cobboldia elephantis (Steel) ♀ ♂.

Syn. : *Œstrus elephantis* Steel (larve), *Medical Examiner*, 1878, p. 886.
Gastrophilus elephantis Cobbold (larve), pro parte, *Journ. Linn. Soc. Zool.*, XV, 1881, p. 333 (sans description) et *Trans. Linn. Soc. London, Zool.* (2), II, pt. 4, 1882, p. 249, fig. 12.
Cobboldia elephantis Brauer (larve), *Wien. entom. Zeitg.*, VI, 1887, p. 220, Tab. III; (imago ♀ ♂). *Akad. Anz. k. Ak. Wiss. Wien. math. naturw. Cl.*, n° XVII, 1896; *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (6), XVIII, 1896, p. 275; *Denkschr. K. Ak. Wiss. Wien. math. naturw. Cl.*, LXIV, 1897, p. 264, Tab., fig. 1-18 et p. 266. — E. Bau, *Genera Insect. Œstr.*, 1906, p. 9, Tab I, fig. 1 et 1 *a-b*. — Rodhain et Bequaert, *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, 1915, p. 778.

Larves dans l'estomac et l'intestin de l'Eléphant d'Asie

Elephas indicus Cuv. — Indes

Cette espèce nous étant inconnue en nature, la description qui suit de l'imago, de la larve et de la biologie est empruntée aux travaux de Brauer :

Imago. — Les deux sexes ont la même coloration.

♀ ♂. — Tête et antennes d'un rouge jaunâtre vif ou presque jaune-orangés pendant la vie, devenant d'un brun rouge après la mort; yeux pendant la vie d'un rouge clair cuivreux. Pièces buccales et péristome en dessous noirs, comme la nuque; les bosses du front, des joues et du péristome luisantes et à reflets argentés. Ocelles sur une petite tache noire, le triangle ocellaire pour le surplus jaune. Arêtes nasales et orbites frontales avec quelques courts poils noirs, qui sont plus serrés sur le péristome et sur les tempes. — Pattes entièrement noires. — Thorax et abdomen noirs; dorsulum luisant, avec une pilosité noire, courte mais dense, présentant en arrière de la tête deux courtes stries argentées. Chez la ♀, l'abdomen a parfois un reflet grisâtre mat. — Ailes noires, à reflet bleuâtre [1]; les cuillerons d'un blanc de lait; les cellules basales et l'alula claires; balanciers noirs.

Longueur : très variable chez les deux sexes : 12 à 21 mm.

♀. — Tête renflée, à front fortement proéminent, muni d'une bande médiane large, membraneuse. Yeux petits, nus, largement séparés: le front au vertex plus de deux fois aussi large que le diamètre horizontal médian de l'œil vu de face. Tempes étroites. Orbites frontales (parafrontalia) bosselées : une bosse luisante arrondie, de part et d'autre, sur le côté de la base des antennes; une deuxième bosse au-dessus de la précédente et séparée de celle-ci par un léger sillon; une troisième bosse en dessous, sur les joues; sous un certain éclairage, ces bosses deviennent plus nettes par l'apparition de taches triangulaires argentées contre le bord interne de l'œil. Joues nettement séparées du péristome par une large impression triangulaire (médiania) qui se prolonge jusque près de l'œil; le péristome s'y limite vers le haut par une fine carène convexe. Péristome large. Triangle du vertex portant les trois ocelles, prolongé en avant sous forme de plaque chitineuse luisante jusqu'à mi-longueur environ de la bande médiane frontale. Lunule large, transversale, en demi-lune, se prolongeant vers le bas entre la base des antennes en une très courte carène presque invisible. En dessous de la lunule, la tête se creuse en une large cupule antennaire cordiforme, qui se prolonge vers le bas jusque près de l'épistome; un peu au-dessus de celui-ci, elle est rétrécie par les arêtes nasales convergentes et se continue alors vers le bas sous forme d'une arête faciale étroite jusqu'à l'épistome. Les arêtes nasales sont garnies de courts poils (vibrisses). Antennes étalées-proéminentes pendant la vie, dirigées en avant et au dehors; leur premier article falciforme, déprimé; leur deuxième article court, fendu à sa partie antérieure en trois courts lobes dont l'un est dirigé en avant, l'autre en arrière et le troisième au dehors; chacun de ces lobes est arrondi à l'extrémité et porte deux soies à sa face supérieure; le dernier article antennaire est très grand, plus ou moins en forme de hache et recouvert à sa base par les trois lobes du deuxième article; pour le surplus ce troisième article est relativement épais, comprimé, à bord supérieur droit et courbé en arc vers le bas, à l'extrémité; à bord inférieur presque droit. A la face supérieure on trouve, inséré sur le tiers basal du troisième article, un chète nu tri-articulé : l'article basal de ce chète est très court; le deuxième est distinct, mais court; l'article terminal est légèrement renflé à sa base, puis graduellement rétréci en une fine soie assez longue. —

[1] La coloration noire des ailes sera probablement due en majeure partie à la présence d'une pilosité sombre, comme c'est le cas pour *C. loxodontis* Brauer.

Pièces buccales à trompe rudimentaire courte et cylindrique, supportée à la base par des plaques chitineuses transversales et soutenue sur les côtés par des arêtes longitudinales ; cette trompe se termine en haut par une pièce chitineuse digitiforme (lèvre supérieure) à laquelle sont accolés en dessous les labelles un peu plus longs, semi-circulaires, comprimés et confluents. En avant des labelles on trouve, insérés sur les plaques basales, les palpes bien développés, beaucoup plus longs que la trompe, à extrémité renflée en massue et longuement pileuse.

Thorax : Dorsulum à suture transverse médiane complète. Scutellum bombé, semi-circulaire, sans particularités. Hypopleures sans machrochètes, finement poilues.

Abdomen plus long que large, ovale, dépourvu de macrochètes, très épais et ordinairement convexe à la face ventrale, par suite de la présence de nombreux œufs. L'extrémité postérieure se termine en une tarière chitineuse composée de quatre anneaux [1] pouvant s'invaginer les uns dans les autres et dans le dernier segment abdominal ; en pleine extension, la tarière est droite et dirigée vers l'arrière ; par suite des larges membranes qui relient ses divers anneaux, elle peut atteindre alors la moitié ou plus de la longueur de l'abdomen ; les deux premiers anneaux de cette tarière sont relativement larges, les troisième et quatrième sont beaucoup plus étroits ; le dernier se termine par une pièce dorsale arrondie en dessous de laquelle est insérée une paire de stylets très courts ; le bord postérieur des trois anneaux basaux de la tarière est garni de longs poils.

Pattes relativement grêles et pas très longues ; griffes relativement courtes et minces ; pulvilles gros ; tarses minces et grêles, le métatarse de toutes les pattes très long

Ailes longues et larges, parcourues par des plis prononcés, avec une alula de moyenne grandeur. Le coude de la quatrième nervure longitudinale est en forme de V et la nervure transverse apicale est présente, mais elle est de teinte pâle et ne paraît pas très chitinisée ; coude sans appendice, mais la membrane de l'aile y forme une petite ondulation. Première cellule marginale postérieure en règle générale ouverte ; mais chez certains individus elle peut être fermée ou même courtement pédonculée ; la nervure transverse apicale est ordinairement concave vers le dehors, mais parfois elle est plutôt droite ; la nervure transverse marginale postérieure est beaucoup plus rapprochée du coude de la quatrième nervure longitudinale que de la nervure transverse médiane Nervure costale courtement poilue, sans spinule. Cuillerons très grands, recouvrant complètement les balanciers.

♂. — Yeux petits, largement séparés au front, mais un peu moins que chez la ♀ : le vertex n'est pas deux fois aussi large que le diamètre horizontal médian de l'œil vu de face.

Abdomen un peu aminci vers le milieu, le deuxième anneau un peu renflé et pourvu sur les côtés d'une pilosité plus longue et plus serrée ; l'extrémité postérieure se recourbe vers le bas et s'y termine par un hypopygium bien développé. Hypopygium se composant de trois anneaux bien distincts : l'anneau basal (en apparence le quatrième segment abdominal, mais en réalité le cinquième) est très développé à la face dorsale où il ressemble au tergite précédent ; il est beaucoup plus réduit à la face ventrale, où on trouve à sa place une étroite fente triangulaire à côté de laquelle le bord de la plaque fen-

[1] Ces quatre anneaux de l'ovipositor sont en apparence les cinquième à huitième, mais en réalité les sixième à neuvième.

due forme une carène longitudinale ; la plaque paraît fortement rugueuse et bosselée, luisante et poilue ; chaque moitié de la plaque est arrondie en arrière et saillante vue de profil ; en avant de la fente, à la base du segment, se trouve une petite pièce chitineuse triangulaire que Brauer considère comme formant seule le sternite de cet anneau ; tandis que la plaque fendue lui paraît résulter de la chitinisation de la membrane ventrale. Le deuxième anneau de l'hypopygium est court et nettement visible à la face dorsale seulement Son troisième anneau, qui est placé tout à fait en arrière et recourbé en dessous, est beaucoup plus étroit que le premier ; il est courbé à sa base et projeté en avant presque à angle droit, de sorte que son extrémité atteint la fente de la plaque ventrale basale de l'hypopygium et se glisse même en partie dans cette fente ; ce troisième anneau se termine par un lobe impair mobile (Endklappe de Brauer), arrondi-cordiforme, un peu bombé. Lorsque l'appareil copulateur s'étend, ce lobe impair se recourbe vers l'arrière et permet alors de voir les parties internes de l'hypopygium qui au repos sont complètement cachées ; on aperçoit alors de profil, en avant de ce lobe, une paire de palpes (Taster de Brauer = paralobes) courbés en crochets. — Les trois segments abdominaux que l'on distingue en avant de l'hypopygium ont des tergites larges, repliés sur les flancs vers la face ventrale, et des sternites étroits, triangulaires qui sont séparés des tergites par une membrane molle très développée.

Tout le reste comme chez la ♀.

Larves au troisième stade. — La plus grande mesurait 25 mm. de long sur 7 mm. de plus grande largeur (au niveau du huitième segment) ; il y a douze anneaux bien distincts, le bord postérieur de chaque anneau étant toujours plus saillant que le bord antérieur de l'anneau suivant Le deuxième anneau mesure en arrière 2,9 mm. de large, les suivants augmentent rapidement de largeur jusqu'au niveau du cinquième, au delà duquel ils ont tous à peu près la même largeur, les huitième à onzième étant très légèrement rétrécis ; le douzième est subitement beaucoup plus étroit que l'avant-dernier et ne mesure plus que 4 mm. de large ; les premier et douzième anneaux sont les plus petits ; parmi les autres, les troisième, dixième et onzième sont les plus longs, tandis que les anneaux médians sont raccourcis.

Le tégument comporte une cuticule solide, rigide, lisse et luisante, comme chez les larves de *Gasterophilus*. Les faces dorsale et ventrale des anneaux deux à onze sont dépourvues de tubercules et de champs intermédiaires ; sur les flancs, les anneaux deux, trois et quatre montrent de chaque côté trois bourrelets latéraux superposés ; sur les anneaux cinq à onze, on n'en trouve plus que deux de chaque côté et c'est le plus inférieur qui a disparu. On observe en outre, entre les anneaux cinq à six, six à sept et sept à huit, un petit bourrelet latéral

intermédiaire fusiforme qui est placé à l'extrémité postérieure du bourrelet latéral externe ; entre les anneaux huit et neuf on trouve encore un rudiment de bourret analogue.

L'anneau céphalique (premier) est court, plus large que long, et dirigé vers la face ventrale ; il porte vers la face dorsale deux antennes courtes, épaisses, claviformes, largement écartées à la base et presque horizontalement étalées vers le dehors. L'extrémité terminale libre de ces antennes présente deux papules chitinisées solides, placées à côté l'une l'autre, et qui au premier aspect ressemblent aux anneaux ocellaires des autres larves d'Œstrides. Les crochets buccaux sont au nombre de deux, fortement courbés et très volumineux. En dessous des antennes se trouvent deux bourrelets coniques, un de chaque côté, réunis au milieu et profondément excavés en dedans ; sur la ligne médiane le bord antérieur arqué et chitinisé de chaque excavation passe à une arête médiane qui sépare les deux bourrelets excavés ; il se forme ainsi une paire de cavernes dans chacune desquelles est implanté un crochet buccal. Enfin la cavité buccale est limitée en arrière et en bas par le bord postérieur du segment qui passe transversalement par dessus la base des crochets.

Le deuxième anneau (postcéphalon) porte les deux stigmates antérieurs : ceux-ci s'ouvrent sur les côtés de la face dorsale, dans le pli étranglé du bord postérieur de l'anneau, en avant du bourrelet latéral supérieur du troisième segment. La face dorsale du deuxième anneau est coupée par un sillon transversal arqué (suture operculaire ; Deckelnaht de Brauer) qui passe en dessous des ouvertures stigmatiques et se continue sur les flancs à travers les bourrelets latéraux médians jusqu'au cinquième segment (ce sillon est homologue de celui que l'on trouve sur la partie postérieure du segment céphalique chez les *Œstrinæ*, où il délimite le champ céphalique dorsal ; comparez la description de la larve d'*Œ. ovis*).

Segment anal creusé en arrière d'une cavité étroite qui apparaît généralement comme une fente transversale fermée par deux lèvres : la supérieure porte deux paires de tubercules coniques annelés ; l'inférieure est pourvue d'une paire de tubercules analogues ; en arrière de la lèvre inférieure on voit la face ventrale du dernier anneau en forme de demi-lune.

La paroi supérieure de la cavité anale porte les deux plaques stigmatiques, très rapprochées ; leur contour est ovale, un peu élargi vers le bas ; entre les deux se trouve un pli. Chaque plaque montre trois ouvertures stigmatiques en forme d'arcades (péritrèmes) qui portent les fentes stigmatiques ; ces arcades sont presque droites, un peu convergentes vers le bas dans chaque plaque, faiblement sinueuses. Chacune de ces arcades est fermée au dehors par une fine cuticule chitineuse, transparente, qui laisse pourtant au milieu une fente ouverte menant dans l'intérieur de l'arcade. Dans l'intérieur se trouvent des travées de chitine qui tiennent la cavité de l'arcade ouverte ; ces travées sont placées par paires ; chacune d'entre elles s'implante par son extrémité en forme de griffe sur le bord externe du péritrème ; tandis que son prolongement interne conique s'anastomose à la pièce homologue de la travée opposée. L'anastomose par alternance des diverses travées sur la ligne médiane de l'arcade produit une ligne en zig zag sur le péritrème vu du dehors. « La membrane chitineuse lâche qui est tendue au-dessus de ces travées, peut se gonfler en petites bulles aux bords entre les travées, dès que l'arcade se remplit d'air » (Brauer). Sous les travées commence ce que Kraucher appelle le filtre capillaire (Haarfilter) (tissu spongieux de Schrœder).

Brauer remarque qu'une disposition analogue existe chez *Gasterophilus* et *Gyrostigma* (= *Spathicera*) ; mais chez ces deux derniers genres, les travées chitineuses sont réunies sur la ligne médiane par une mince plaque rhomboïde et sont placées en coïncidence l'une vis-à-vis de l'autre ; le filtre capillaire paraît aussi plus développé que chez *Cobboldia*. En outre, les travées sont chez *Cobboldia* alternativement plus grosses et plus minces, formant sur les côtés des crochets épais ou minces ; l'ensemble a un aspect plus élégant que chez *Gasterophilus* et *Gyrostigma*, où les travées sont toutes de même épaisseur et sont moins fortement courbées en crochets à l'extrémité.

Spinulation. — Le premier segment est à peu près entièrement couvert de petites épines aplaties placées en alternance et se recouvrant comme des tuiles ; seuls les antennes, l'intérieur des bourrelets excavés et un champ dorsal sont inermes ; le deuxième segment est faiblement spinuleux au bord antérieur seulement. Sur les deux anneaux suivants (trois et quatre) le

bord antérieur porte des épines encore relativement petites, qui forment chaque fois une ceinture complète de cinq rangées, toujours plus réduites en arrière qu'en avant. Sur les anneaux cinq à huit les épines des ceintures du bord antérieur sont les plus développées et elles sont toujours plus grandes à la rangée antérieure sur la face ventrale; sur les anneaux huit, neuf et dix les épines sont successivement plus petites et en rangées moins nombreuses : Ces ceintures épineuses antérieures sont complètes sur les anneaux cinq à neuf, mais elles présentent toujours à la face ventrale une légère interruption qui n'est formée que par l'absence des plus grandes épines de la rangée antérieure; à la face dorsale les ceintures se rétrécissent au milieu et n'y comportent sur les anneaux postérieurs que deux rangées d'épines, alors qu'on en trouve sur les côtés trois aux segments postérieurs et quatre aux segments antérieurs; sur le dixième anneau, la ligne médiane dorsale est dépourvue d'épines. Sur l'onzième, la face dorsale est complètement inerme, mais la face ventrale porte encore au bord antérieur plusieurs rangées de petites épines. Le bord antérieur des bourrelets latéraux est garni de plusieurs rangées d'épines sur tous les segments, de sorte que la spinulation du dos est réunie à celle du ventre pour former des ceintures complètes; seul le bourrelet latéral supérieur de l'onzième segment est inerme; enfin on trouve aussi une rangée de grosses épines, analogues à celles de la rangée antérieure ventrale, sur les bourrelets intermédiaires latéraux. La surface du douzième anneau est à peu près inerme: seules les lèvres de la cavité stigmatique y sont densément couvertes aux bords de petites épines.

Biologie. — Brauer, qui a pu observer les mouches vivantes en captivité, fait remarquer que par leur habitus elles s'écartent beaucoup des autres Œstrides: elles tiennent leurs grosses antennes projetées en avant, alors que chez les Œstres les antennes sont très petites et restent cachées dans la cupule de la face. *Cobboldia* rappelle à cet égard plutôt une grosse *Musca*; les mouches ♂ sont très vives; elles ne piaulent pas au repos comme celles des *Gasterophilus*; les ♀ volent bien, mais sont lentes; lorsqu'on les touche elles simulent la mort et se laissent tomber.

Œufs. — Brauer n'a pas assisté à la ponte. Les œufs qu'il a

trouvé dans l'abdomen étaient d'un blanc brunâtre, disposés en plusieurs rangées à côté les uns des autres, presque perpendiculairement à l'axe longitudinal de l'insecte ; chaque œuf, subcylindrique, de 1 mm. 8 de long sur environ 0 mm. 3 de large, était un peu épaissi vers l'extrémité inférieure, où il présentait sur le côté un petit bouton arrondi, déprimé, brun ; à l'extrémité amincie il paraissait un peu tronqué en angle du côté opposé au bouton ; une des faces était très faiblement convexe dans le sens de la longueur ; l'autre face presque droite ; la coque était relativement épaisse ; le micropyle se trouvait à l'extrémité amincie et se montrait simplement comme un entonnoir sur une légère concavité du pôle antérieur aminci.

Sclater (*Proc. Zool. Soc. London*, 1871, p. 145-146) a le premier signalé des œufs de mouche déposés en séries régulières sur les défenses de l'Eléphant d'Inde, à la base de la partie libre, du côté externe, sous les lèvres ; ces œufs paraissent avoir été vus par beaucoup de chasseurs ; leur origine restait pour lui un mystère. Cobbold, qui les a décrits et figurés (*Trans. Linn. Soc. Zool. London* (2), II, pt. 4, 1882, p. 248, fig. 13) émit l'hypothèse qu'ils pourraient appartenir aux larves gastricoles des Eléphants, mais il ne put fournir à l'appui aucune observation précise. Il les décrit comme placés côte à côte sur une seule rangée, mais pas en une ligne parfaitement droite ; ils formaient des groupes élégamment courbés, d'apparence festonnée ; sur une dent il compta jusqu'à 150 œufs ; sur une autre, au moins 2.000 ; chaque œuf est linéaire, oblong, un peu plus épais à l'un des pôles, mesurant environ 2 millimètres de long sur 0 mm. 3 de large. L'un de nous a pu assister à la ponte de *Cobboldia chrysidiformis* et a retrouvé des œufs de *Cobboldiinæ* sur les défenses de l'Eléphant d'Afrique (v. plus loin p. 429). Il n'est donc plus douteux que les œufs signalés par Sclater et Cobbold appartiennent à *Cobboldia elephantis* (Steel).

Roubaud (*Etudes sur la faune parasitaire de l'Afr. occ. franc.*, 1er fasc., 1914, p. 207) écrit à propos des *Cobboldia* : « D'après les observations de Brauer, ces mouches sont ovipares comme celles des Gastrophiles. Les œufs, qui ont été figurés déjà par Cobbold, se rencontrent sur la peau et sur les poils des Eléphants. Ils sont pondus au nombre de 200 ». En réalité ni Brauer, ni Cobbold n'ont vu la ponte de *Cobboldia* et avant les

observations que l'un de nous a publiées récemment (J. Rodhain, Note sur la ponte des Œstrides des genres *Gyrostigma* et *Cobboldia*, *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, 1915, p. 275) on ne pouvait affirmer que ces Diptères fussent réellement ovipares ; Brauer n'a connu que des œufs trouvés à la dissection des ♀ et Cobbold rapporte avec doute à son *Gastrophilus elephantis* les œufs trouvés sur les défenses de l'Eléphant d'Inde.

Pupe. — Les larves adultes expulsées par l'anus sont d'un rose chair pâle ou d'un jaune de paille ; elles se transforment rapidement en une pupe en tonnelet, d'abord d'un brun rougeâtre, puis noire. Ce tonnelet ressemble, d'après Brauer, absolument à celui de *Pharyngomyia* et *Gasterophilus*, en ce que la fente stigmatique se ferme presque complètement et que les stigmates antérieurs font saillie sous forme de petits boutons bruns arrondis. La nymphose est très rapide ; les premières mouches apparurent 16 jours après l'expulsion des larves adultes par les Eléphants.

2. **Cobboldia loxodontis** Brauer, ♀ ♂

Syn. : ? *Œstrus of the Elephant* Cobbold (larve), *Catalogue of Entozoa Mus. Roy. Coll. Surgeons*, 1866, p. 24 (larves recueillies par Kirk au Zambèze).

? *Gastrophilus elephantis* Cobbold (larve), pro parte, *Journ. Linn. Soc. London, Zool.*, XV, 1881, p. 333 (sans description) et *Trans. Linn. Soc. London, Zool.*, (2), II, pl. 4, 1882, p. 246, fig. 12 (e. a les larves de Kirk, du Zambèze).

? *Cobboldia* sp. de l'Eléphant d'Afrique, Blanchard (larve), *Ann. Soc. entom. France, Bull.*, 1893, p. CXXX-CXXXII, fig. 4 (larves de Kirk, du Zambèze. — E. Bau, *Genera Insect. Œstrin.* 1906, p. 9

Cobboldia elephantis africani seu *loxodontis* Brauer (larve), *Denkschr. k. Ak. Wiss. Wien, math. naturw. Cl.*, LXIV, 1897, p. 267. — E. Bau, *Genera. Insect. Œstrin.*, 1906, p. 9.

Cobboldia loxodontis E. Roubaud (larve), *Et. faune paras. Afr. occ. franç.*, 1er fasc., 1914, p. 206, fig. 60-61 (larves de la Haute-Côte d'Ivoire). — J. Rodhain et J. Bequaert (larve, imago ♀ ♂, biologie), *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, 1915, p. 769. — J. Bequaert, *Bull. American Mus. Nat. Hist.*, XXXV, 1916, p. 380 — E. Roubaud et R. Van Saceghem, *Bull. Soc. Path. exot.*, IX, 1916, p. 764.

Cobboldia, espèce B, J. Rodhain (larve), *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, 1915, p. 279.

Larves dans l'estomac et l'intestin de l'Eléphant d'Afrique,

Loxodon africanus Blum. L'espèce a probablement une large distribution. Nous la connaissons avec certitude de la Haute-Côte d'Ivoire (Roubaud) et du Congo Belge. De cette dernière région nous avons vu des spécimens recueillis au Moyen Congo (Bokala, 17° long. E., 3° lat. S., près de l'embouchure du Kasai ; — R. Van Saceghem) et dans l'Ouellé (Bagboro, près d'Yakouloukou, 29° long. E., 4°20′ lat. N. ; Vankerckhovenville, 29°20′ long. E., 3°20′ lat. N. — Mission Lang et Chapin. Stations d'élevage d'Ouere-Ango et d'Api, entre 25° et 26° long. E. et vers 4° lat. N. — J. Rodhain).

Imago : Les deux sexes sont de coloration différente ;

♂. — Tête d'un brun rougeâtre luisant, les antennes et les palpes d'un roux vif, mat ; quelques reflets grisâtres sur la bande médiane frontale, sur les joues et sur le péristome ; tache ocellaire, nuque et tempes noires, avec des reflets bleuâtres ; péristome et trompe noirs ; yeux d'un brun clair ; pilosité très rare, noire. Thorax à dorsulum et scutellum d'un bleu métallique luisant et dépourvus de pilosité ; les flancs et la face ventrale d'un noir mat, à nombreux poils noirs Pattes entièrement d'un noir luisant, à pilosité noire ; pelottes d'un blanc jaunâtre. Abdomen à tégument noir, non luisant, sans reflet métallique, mais légèrement velouté, à faible pruinosité grisâtre, portant en outre une courte pilosité noire déprimée. Ailes paraissant enfumées noires, plus claires à l'extrémité et au bord postérieur ; cuillerons enfumés noirs ; balanciers noirâtres.

♂. — Tête, thorax et pattes comme chez la ♀, mais la pilosité est beaucoup plus longue et fournie sur le front et le vertex où elle forme une touffe en arrière des ocelles ; le dorsulum et le scutellum ne sont pas glabres, mais garnis d'une abondante pilosité noire courte. Dos et flancs de l'abdomen d'un bleu métallique luisant comme le dorsulum, sans reflet velouté et à pilosité faible. Ailes et cuillerons entièrement et uniformément enfumés noirs, sans bande postérieure plus claire.

Longueur, ♀ ♂ : 10 à 12,5 mm.

Cette mouche est remarquable par sa forme générale déprimée ; ceci est très net dans les deux sexes à la tête et au dorsulum, et aussi fort prononcé chez la ♀ à l'abdomen ; à cet égard, l'insecte rappelle un peu les hippobosques ; les pattes vigoureuses, où se remarquent surtout les tarses à articles courts, élargis et aplatis, ajoutent encore à cette ressemblance et on peut se demander si cet aspect particulier du corps n'est pas en relation avec quelque point encore inconnu de la biologie de la mouche adulte.

♀. Tête renflée, légèrement aplatie dorso-ventralement, à front proéminent : de profil, la tête est presque plus longue que haute, à contour régulièrement triangulaire, à angle frontal largement arrondi situé à mi-hauteur environ et beaucoup plus proéminent que l'angle nasal ; ce dernier est à peu près effacé ; le vertex est aplati, guère saillant au-dessus de l'angle supérieur de l'œil ; la face est courte, atteignant environ le tiers du grand diamètre oculaire. — De face, le contour de la tête est elliptique, un peu moins de deux fois aussi large que haut (dans la proportion de 9 à 5). — Vue du dessus, la tête est semicirculaire, aussi large que le dorsulum en avant et presque deux fois aussi large que longue, à front fortement saillant. — Yeux nus,

relativement petits, à contour largement ovalaire, environ deux fois aussi hauts que larges, leurs bords internes légèrement convergents des joues au vertex. Tempes peu développées. Nuque verticale, peu concave. — Front très large, atteignant au vertex près de la moitié de la largeur totale de la tête ; bande médiane longitudinale (frontalia) très développée, membraneuse, mate, faiblement sillonnée-ondulée, la plus étroite au-dessus du ptilidium, où elle mesure environ un quart de la largeur du front ; puis se dilatant rapidement vers le vertex et se difurquant au niveau du champ ocellaire en larges branches d'Y ; ces branches s'élargissent au niveau du vertex jusque près des orbites internes, puis se rétrécissent en pointes faiblement convergentes vers la nuque. Orbites frontales (parafrontalia) et triangle ocellaire luisants, sans sculpture ; le triangle ocellaire très développé et descendant jusqu'à mi-hauteur du front où il se termine en pointe largement arrondie ; chaque ocelle placé au fond d'une large dépression. Sur les orbites frontales on ne distingue pas de bosses, mais l'angle frontal arrondi-saillant est limité contre les yeux et les joues par une légère dépression à pruinosité grise-argentée. Ptilidium (lunule) semi-circulaire, très faiblement prolongé vers le bas entre la base des antennes. Joues étroites, séparées de la carène nasale et du péristome par une large dépression triangulaire (mediania), irrégulièrement sillonnée-bosselée, qui se relie en haut par un fin sillon à la suture supérieure de la lunule et s'étale vers le bas jusque sous l'œil et vers l'épistome. Péristome large, faisant saillie au milieu vers l'arrière jusque sous le bord antérieur du thorax, profondément échancré sur la ligne médiane autour des pièces buccales ; de part et d'autre de cette échancrure médiane, il est légèrement bombé et son bord supérieur s'y termine par une faible arête en arc de cercle convexe vers le haut. — Cupule antennaire large et profonde, à contour presque circulaire ou un peu plus haut que large, occupant environ la moitié de la largeur de la face, non divisée ni relevée au milieu : à bords latéraux formant des arêtes nasales arrondies, très nettes, arquées et légèrement convergentes vers le bas, où elles s'arrêtent avant le milieu de la face et forment des angles nasaux non proéminents. La moitié inférieure des arêtes nasales et l'angle nasal sont garnis de fines soies noires sur plusieurs rangs irréguliers qui ont déjà quelque peu l'aspect de macrochètes et représentent indubitablement des vibrisses. Le fond de la cupule antennaire se relève entre les angles nasaux et se continue vers le bas jusqu'à l'épistome sous forme de large arête faciale plane. — Antennes (fig. 4) à premier article falciforme, très petit, beaucoup plus large que long, déprimé ; deuxième article court, à peu près aussi long que large, non lobé à l'extrémité, superficiellement divisé en trois bosses qui représentent les trois lobes de l'antenne de *C. elephantis* (Steel), mais qui ne recouvrent pas la base du troisième article ; le troisième article très grand, ovale de profil, plus de quatre fois aussi long que le deuxième, en forme de hache, épaissi-arrondi en arrière, comprimé graduellement en une carène arquée en avant.

Thorax nettement aplati dorso-ventralement, vu de profil plus de deux fois aussi long qu'épais. Dorsulum très faiblement bombé, à surface irrégulièrement bosselée, un peu plus large que long (sans le scutellum), élargi au bord antérieur où les callus huméraux sont fortement proéminents-arrondis sur les côtés ; callus notopleural petit, peu distinct, déprimé en fosse ; callus postalaire très net, relevé en bosse transversale et relié aux angles latéraux du scutellum par une courte carène saillante. Suture transverse médiane complète, profonde. Scutellum faiblement bombé, à contour

semi-elliptique, plus de deux fois aussi large que long. Sur les flancs, la suture notopleurale, très nette, a la forme d'un rebord décoloré. La partie antérieure des mésopleures et le propleure sont déprimés en une large cavité surplombée par le callus huméral saillant, au fond de laquelle s'ouvre le stigmate prothoracique et dans laquelle peut s'ajuster le fémur antérieur. Tégument du dorsulum et du scutellum lisse, luisant, à peu près dépourvu de pilosité, sans macrochètes, sans grosse sculpture, présentant quelques rares points enfoncés minuscules et sur les côtés au bord antérieur, une fine striation assez peu distincte ; les flancs et le sternum sont très peu luisants ou mats, sans sculpture particulière, à assez nombreux poils noirs uniformément dispersés ; parfois ces poils plus développés et placés en groupes simulent des macrochètes dont ils occupent en réalité la place : on peut distinguer ainsi des soies prothoraciques, mésopleurales et ptéropleurales ; mais il n'y a pas trace de sternopleurales ; et les hypopleures sont absolument dégarnis de longs poils.

Abdomen un peu plus long que large, nettement déprimé dorso-ventrale-

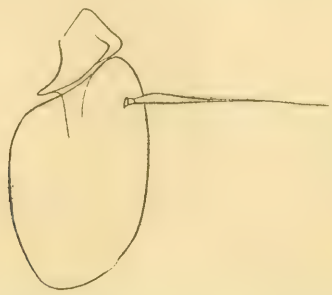


Fig. 4. — Antenne de *Cobboldia loxodontis* Br. × 50.

ment après la mort ; à l'état vivant il est gonflé par la présence des œufs. Tous les tergites sont beaucoup plus larges que longs ; les deux basaux [1] ont à peu près la même longueur, les deux suivants sont progressivement et légèrement raccourcis ; les sternites ont la forme de plaques elliptiques faiblement déprimées réunies par une large membrane ventrale aux bords repliés des tergites. La tarière terminale est conforme en tous points à la description donnée par Brauer pour celle de *Cobboldia elephantis* (v. plus haut, p. 406). Tégument mat, sans sculpture apparente.

Pattes relativement courtes et robustes. Fémurs gros, renflés, fusiformes, environ quatre fois aussi longs qu'épais, leurs deux tiers terminaux aplatis-déprimés à la face inférieure en une large gouttière contre laquelle vient s'appliquer la face interne de la base du tibia. Tibias aussi longs que les fémurs, légèrement courbés vers la face interne, un peu renflés en massue vers leur extrémité. Tarses courts, mais robustes, à peu près de même longueur à toutes les pattes et sensiblement aussi longs que les tibias ; leur premier article (métatarse) grêle, non aplati, à peu près aussi long que les articles suivants réunis ; le deuxième court, faiblement élargi, environ deux

[1] C'est-à-dire les premier et deuxième fusionnés et le troisième.

fois aussi long que large ; les troisième et quatrième très courts, mais élargis, ensemble de la longueur du deuxième ; le dernier (cinquième) presque aussi long que les trois précédents réunis, mais élargi-aplati, moins de deux fois aussi long que large à l'extrémité, pourvu de deux griffes presque aussi longues que l'article lui-même et étalées-crochues, et de deux pelottes aussi longues que les griffes.

Ailes (fig. 5) longues et larges, dépassant l'extrémité de l'abdomen, environ trois fois aussi longues que larges, à membrane fortement ridée, surtout dans la partie plus claire. Nervures d'un brun noir, la nervure transverse apicale beaucoup plus pâle, ayant une tendance à s'effacer. Nervure transverse médiane oblique, placée en deça de la terminaison de la branche supérieure de la première nervure longitudinale sur la costale ; la transverse marginale postérieure un peu plus rapprochée du coude de la quatrième nervure longitudinale que de la nervure transverse médiane. Nervure transverse apicale largement coudée-arrondie un peu avant son milieu, le tronçon relevé terminal environ une fois et demie aussi long que le tronçon basal. Chez tous les individus assez nombreux que nous avons pu examiner, la première cellule marginale postérieure est complètement fermée et

Fig. 5. — Nervation alaire de *Cobboldia loxodontis* Br. × 8.

courtement pédonculée, un peu plus de trois fois et demie aussi longue que large. Cellule discoïdale allongée, rétrécie vers la base, élargie vers l'extrémité, environ trois fois aussi longue que large au bout, coupée un peu au-delà de son milieu par la nervure transverse médiane. Costale à nombreux poils sétiformes ; quelques courtes soies sur la base renflée de la troisième nervure longitudinale ; membrane de l'aile à abondante, mais courte pilosité noire, à laquelle est due en majeure partie la coloration sombre enfumée de l'aile ; cette pilosité fait défaut sur les parties marginales claires.

♂. Tête comme chez la ♀, mais le front est relativement plus proéminent de profil ; le péristome est proportionnellement plus court ; front très développé, mais cependant un peu moins large que chez la ♀, c'est-à-dire il occupe moins de la moitié de la largeur totale de la tête vue de face.

Thorax un peu moins déprimé, à dorsulum légèrement plus convexe.

Abdomen nettement plus long que large, non déprimé, légèrement bombé-convexe à la face dorsale, rétréci de la base vers le milieu, puis à extrémité postérieure recourbée vers le bas, l'hypopygium qui s'y trouve inséré étant reporté vers la face ventrale et par suite invisible du dos. — Les quatre tergites basaux, bien développés, sont relativement plus longs et plus étroits que chez la ♀ : le premier (basal) est le plus court, puis leur

longueur augmente graduellement jusqu'au quatrième qui est rhombique, environ deux fois aussi large que long. Tégument des tergites luisant, non velouté, densément couvert de points enfoncés qui sont un peu plus gros que sur le dorsulum ; le bord postérieur présente en outre une faible striation transversale.

L'hypopygium a essentiellement la même structure que chez *Cobboldia elephantis* : le forceps supérieur (Endklappe de Brauer) est élargi en une valve cordiforme, appliquée au repos contre la face ventrale, et dont la pointe obtuse faiblement courbée en dedans se glisse alors dans la fente du cinquième sternite ; les deux paraboles sont plus courts que le forceps, digitiformes, à pointe faiblement courbée vers l'intérieur ; le pénis est court et massif ; les crochets antérieurs et postérieurs sont très petits, pointus ; tous ces organes sont cachés au repos sous le forceps.

Pattes un peu plus grêles que chez la ♀, les fémurs moins renflés et proportionnellement plus longs ; les derniers articles des tarses moins élargis et plus longs ; tous les articles à peu près de même largeur ; le dernier légèrement élargi vers l'extrémité, court, pas plus long que les deux précédents réunis ; le métatarse environ de la longueur des trois articles suivants réunis.

Tout le reste comme chez la ♀.

La description ci dessus est faite d'après de nombreuses mouches des deux sexes obtenues d'éclosion de larves recueillies chez des Eléphants dans l'Ouellé.

Larves au troisième stade (fig. 6). — Les plus grandes mesurent 20 à 26 mm. de long, sur 8 mm. de plus grande largeur

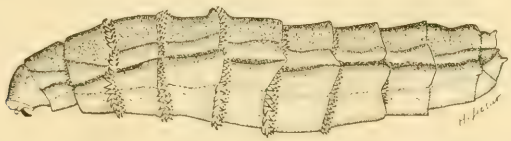


Fig. 6. — Larve au troisième stade de *Cobboldia loxodontis* Br. × 3 (d'après Roubaud). Par suite de la contraction, la spinulation n'est que partiellement visible.

vers le milieu ; les cinq anneaux antérieurs sont graduellement rétrécis vers l'extrémité céphalique ; les anneaux postérieurs le sont beaucoup moins, l'avant-dernier (onzième) mesurant encore 5 mm. de large ; le dernier est brusquement beaucoup plus étroit.

Le contour est très allongé, elliptique ; le corps est faiblement aplati dorso-ventralement, mais nettement biconvexe et aussi bombé à la face ventrale qu'à la face dorsale. Il n'existe pas de champs intermédiaires à la face dorsale et ventrale. Sur les flancs courent trois profonds sillons longitudinaux délimitant

sur chacun des anneaux deux à onze un bourrelet supérieur et un bourrelet latéraux ; sur les anneaux deux, trois et quatre on trouve en outre de chaque côté un troisième bourrelet latéral beaucoup moins développé et souvent très peu visible. Enfin on découvre sur les flancs, entre les anneaux cinq à six, six à sept, sept à huit et parfois aussi huit à neuf, un petit champ fusiforme intermédiaire au niveau du bord postérieur du bourrelet latéral inférieur ; mais cette particularité est souvent très difficile à voir et peut passer aisément inaperçue. Nous ne pouvons d'ailleurs y attacher la même importance que Brauer. Comme les larves de *C. elephantis* (Steel), nos parasites sont dépourvus de protubérances coniques latérales sur les segments sept à onze.

Les deux segments du pseudo-céphalon sont bien délimités. Le premier (fig. 7) est petit, orienté vers la face ventrale, pourvu

Fig. 7. — *Cobboldia loxodontis* Br. Extrémité céphalique de la larve au troisième stade vue de la face ventrale (d'après Roubaud).

de deux crochets buccaux vigoureux, noirs, fortement recourbés vers le bas. Entre la base des crochets se trouve, à la face ventrale, l'atrium buccal qui est limité en arrière par un bourrelet transversal garni de longues épines aplaties imbriquées ; ce bourrelet épineux remonte sur les flancs de façon à envelopper d'un anneau complet fortement saillant la partie antérieure de la tête. Bourrelets antennaires largement écartés l'un de l'autre, épaissis, courts, rétrécis à la base, arrondis à l'extrémité qui est pourvue de deux points ocellaires chitineux ; ils ont la forme de massues dirigées en avant et vers le dehors. En dessous des bourrelets antennaires, on trouve deux protubérances transversales qui se rejoignent sur la ligne médiane et sont pourvues à leur face postérieure d'une excavation limitée

antérieurement par un repli tégumentaire chitinisé finement spinuleux.

Le segment anal est creusé en arrière d'une cavité peu profonde qui communique avec l'extérieur par une fente transversale étroite. La lèvre supérieure porte deux paires, et la lèvre inférieure une paire de tubercules coniques saillants.

Les larves sont nettement amphipneustiques. Les troncs trachéens latéraux aboutissent de chaque côté de la face dorsale à un stigmate antérieur bien apparent, à anneau solidement chitinisé renfermant une série de crénelures étalées en éventail. Les plaques stigmatiques postérieures sont très rapprochées et placées sur la paroi supérieure interne de la cavité anale, de sorte qu'elles sont presque invisibles du dehors ; leur contour est ovale, un peu élargi vers le bas ; chaque plaque montre trois péritrèmes très larges, droits ou faiblement sinueux. Leur structure interne est la même que chez *Cobboldia elephantis* (Steel) (v. plus haut, p. 409).

Spinulation. — La spinulation est très développée chez cette espèce, mais elle ne se voit en général qu'incomplètement, les bords antérieurs des anneaux étant rétractés sous le bord postérieur du segment précédent ; nous avons indiqué plus haut l'armature des deux anneaux du pseudo-céphalon.

Sur le reste du corps, on trouve à la face ventrale des épines aux bords antérieurs des segments trois à douze ; sur les troisième et quatrième il y a trois à quatre rangées incomplètes de petites épines ; la spinulation est la plus forte et la plus abondante sur les cinquième, sixième et septième anneaux (quatre rangées sur le cinquième ; trois à quatre rangées sur les sixième et septième) ; elle diminue sur les anneaux huit et neuf, où l'on trouve trois rangées ; le dixième anneau porte deux rangées interrompues sur la ligne médiane ; sur les onzième et douzième segments on ne découvre plus qu'un petit groupe latéral d'épines ordinairement sur une rangée. A la face dorsale les anneaux onze et douze sont inermes ; sur les anneaux trois à dix la spinulation est limitée au bord antérieur :

Sur le 3e segment : 1 à 2 rangées de très petites épines.

Sur le 4e segment : 2 rangées d'épines.

Sur le 5e segment : 2 rangées d'épines et indication d'une 3e rangée très incomplète.

Sur les 6e et 7e segments : 3 rangées d'épines.

Sur le 8e segment : 2 rangées d'épines interrompues sur la ligne médiane.

Sur le 9e segment : 1 à 2 rangées d'épines interrompues sur la ligne médiane (épines très petites).

Sur le 10e segment : un petit groupe d'épines latéralement, qui échappe facilement à l'observation, ce qui explique sans doute l'indication de Brauer, d'après laquelle le 10e anneau dorsal est inerme.

Sur les flancs, on trouve des épines sur les champs fusiformes intermédiaires, ainsi qu'au bord antérieur des bourrelets latéraux des anneaux trois à huit à la face dorsale, des anneaux trois à dix à la face ventrale. Au segment anal, la lèvre supérieure porte immédiatement au-dessus des plaques stigmatiques deux à trois rangées de petites épines disposées en arc de cercle; la lèvre inférieure montre au-dessus des protubérances coniques deux larges bourrelets couverts densément de nombreuses épines pâles.

La larve au deuxième stade n'a jamais été décrite. Nous avons eu entre les mains quelques larves de *C. loxodontis* qui n'avaient que 10 mm. de longueur. Mais comme leurs plaques stigmatiques postérieures présentaient déjà trois péritrèmes, nous avons dû les rapporter au troisième stade.

Pupes. — La forme de la pupe est la même que chez *Cobboldia chrysidiformis* Rodh. et Beq. Nous la décrivons plus loin pour cette espèce. Elle se distingue uniquement par les détails de spinulation qui caractérisent déjà la larve adulte et par ses dimensions plus fortes, mesurant 16 à 19 mm. de long sur 7 à 8 mm. de large. La durée de la nymphose est de 19 à 20 jours.

Quoique nous ayons obtenu de nombreuses mouches ♀ et ♂ de cette espèce, nous n'avons pu assister ni au coït ni à la ponte.

On remarquera certaines différences d'ailleurs légères, entre la description donnée ci-dessus de nos larves et celle de *Cobboldia loxodontis* par Brauer (1897); mais nous croyons que ces écarts sont dus uniquement à l'état de conservation des parasites. Les larves de Kirk, décrites par R. Blanchard

(1893) s'écartent beaucoup plus de ce que nous avons observé, mais elles pourraient pourtant encore appartenir à la même espèce. Une certitude complète ne peut être acquise à ce sujet que par comparaison directe de nos larves avec celles de ces deux auteurs. Ce qui nous porte avant tout à ces rapprochements, c'est l'absence chez tous ces parasites de protubérances coniques latérales aux segments sept à onze, productions qui n'auraient pu échapper à des observateurs aussi consciencieux que Brauer et R. Blanchard.

3. **Cobboldia chrysidiformis** Rodhain et Bequaert, ♀ ♂.

(Planche II, fig. 1, A et B).

Syn. : *Cobboldia* espèce A, J. Rodhain (larve), *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, 1915, p. 278.

Cobboldia chrysidiformis Rodhain et Bequaert (larve et imago ♀ ♂), *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, 1915, p. 773. — E. Roubaud et Van Saceghem, *Bull. Soc. Path. exot.*, IX, 1916, p. 764.

Larve dans l'estomac et l'intestin de l'Eléphant d'Afrique, *Loxodon africanus* Blum. L'espèce est connue seulement du Congo belge : de la région de l'Ouellé et du Moyen Congo (Bokala, 17° long. E., 3° lat. S. ; — R. Van Saceghem), où elle se rencontre toujours en mélange avec *Cobboldia loxodontis* Brauer [1].

Imago. — Les deux sexes ont la même coloration.

♀ ♂. Tête à face, moitié antérieure du front, antennes et palpes d'un brun rougeâtre vif; moitié postérieure du front, vertex avec le champ ocellaire, tempes et nuque d'un bleu métallique; péristome noir à faible reflet violacé; trompe rudimentaire noire ; yeux d'un brun sombre ; pilosité blanche, soyeuse, surtout fournie au vertex et sur la face entre l'angle nasal et l'épistome. Une pruinosité blanche argentée couvre les tempes, le milieu de la face, le fond de la cupule antennaire, les joues et les côtés du (front contre les orbites internes). Thorax et scutellum d'un vert métallique très luisant, à reflets bleuâtres ou violacés; pilosité assez fournie et d'un blanc jaunâtre à la face ventrale, sur les flancs, sur les callus huméraux et postalaires, ainsi que sur les côtés du scutellum ; très rare sur le milieu du dorsulum. Pattes d'un bleu métallique, à genoux d'un brun clair, à pilosité rare d'un blanc jaunâtre ; pelottes d'un jaune sale. Abdomen d'un vert métallique brillant à reflets bleuâtres, avec une teinte dorée vive sur les flancs qui passe au rouge cuivreux métallique sur les segments antérieurs ; sternites d'un bleu métallique; membrane ventrale d'un blanc jaunâtre sale. Pilosité courte et très éparse, blanchâtre sur le ventre et les

[1] Aux stations d'élevage d'Ouere-Ango et d'Api (Ouellé) les Éléphants étaient toujours infectés à la fois par les deux espèces de *Cobboldia*.

flancs, noire sur le milieu du dos. Ailes à peu près hyalines, légèrement teintées de jaune vers la moitié basale antérieure ; nervures d'un brun jaunâtre. Cuillerons et balanciers d'un blanc jaunâtre ou jaune paille.

Longueur : ♀ : 12 à 13,5 mm. ; ♂ : 11 à 12 mm.

Ce Diptère curieux offre un facies tout différent des autres *Cobboldia*, au point que nous avons songé un instant à le ranger dans une coupe générique nouvelle. Au premier aspect il a une ressemblance remarquable avec certains Hyménoptères de la famille des Chrysidides, tant par sa forme générale que par sa livrée brillante d'un vert-bleu métallique et même par sa sculpture grossière, ponctuée et striée.

♀. Tête légèrement renflée, à front proéminent. Vue de profil, la tête n'est pas aplatie dorso-ventralement et est nettement plus haute que longue, à contour rhomboïde, non triangulaire ; l'angle frontal obtus-arrondi, situé vers le quart supérieur de la hauteur de la tête, est un peu plus proéminent que l'angle nasal ; mais ce dernier, largement arrondi, est nettement développé et saillant ; vertex plan, guère saillant au-dessus de l'angle supérieur de l'œil ; péristome faiblement développé, atteignant un peu moins de la moitié du grand diamètre oculaire. — De face, le contour de la tête est elliptique, un peu moins de deux fois aussi large que haut, un peu plus convexe vers la face ventrale. — Vue de dessus, la tête est semi-elliptique, un peu plus large que le dorsulum en avant, environ deux fois aussi large que longue, à front fortement saillant et brusquement rétréci au niveau des yeux. — Yeux nus, relativement petits, à contour elliptique, deux fois et demie aussi hauts que larges, leurs bords internes sensiblement parallèles au vertex, puis fortement divergents vers les joues Tempes bien développées ; nuque verticale, peu concave. — Front large, atteignant au vertex un peu plus du tiers, mais beaucoup moins que la moitié de la largeur totale de la tête. Bande médiane (frontalia) très développée, membraneuse, mate, faiblement sillonnée-ondulée, ayant la même forme fourchue en Y que chez *Cobboldia loxodontis*, mesurant environ le quart de la largeur du front au niveau du ptilidium ; les branches des frontalia ne sont pas élargies vers les orbites au vertex et se rétrécissent en pointes divergentes vers la nuque. Orbites frontales (para-frontalia) luisantes, avec quelques ponctuations très fines, espacées. Champ ocellaire triangulaire, très développé, descendant jusqu'à mi-longueur du front, luisant et lisse dans sa partie antérieure, plus mat et fortement ponctué sur le vertex en arrière des ocelles ; chaque ocelle est placé dans une dépression transversale en forme de selle et ces trois dépressions se réunissent en un arc de cercle déprimé, convexe vers l'avant, qui limite en arrière la partie lisse et luisante du champ ocellaire. Sur les orbites frontales on ne voit pas de bosses, mais l'angle frontal bombé-arrondi est limité contre les yeux et les joues par une dépression couverte de pruinosité argentée. Joues, mediania et péristomen sensiblement conformés comme chez *Cobboldia loxodontis*. Cupules antennaires larges et profondes, à contour presque circulaire, renfermant les antennes dans une cavité unique ; le fond de cette cavité se relève légèrement en son milieu en une carène longitudinale à peine distincte. Arêtes nasales faiblement marquées, nettement convergentes vers le bas, dépourvues de toutes traces de vibrisées. Arête faciale large, plane. Antennes (fig. 8) plus courtes que chez *Cobboldia loxondontis* : le premier article falciforme, très petit, beaucoup plus large que long, déprimé ; le deuxième court, à peu près aussi long que large, divisé à l'extrémité antérieure en trois larges bosses qui affectent déjà quelque peu la forme de lobes, mais qui ne recouvrent guère la base du

troisième article ; troisième article grand, brièvement ovale de profil, à peu près aussi long que large, environ deux fois aussi long que le deuxième, en forme de hache, fortement renflé-arrondi en arrière, comprimé graduellement en une carène obtuse en avant.

Thorax non déprimé, aussi gros ou plus gros que l'abdomen ; vu de profil un peu plus long que haut. Dorsulum nettement bombé, à surface non ou guère bosselée, environ aussi long que large, très faiblement élargi au bord antérieur, où les callus huméraux sont très faiblement proéminents. Callus notopleural très petit, déprimé. Callus postalaire faible, légèrement saillant, bien délimité : Suture transverse médiane complète. Scutellum faiblement bombé à contour semi-elliptique, environ deux fois aussi large que long. Suture notopleurale nette, mais non relevée en rebord. Mésopleures et propleures à excavation pouvant recevoir le fémur antérieur bien nette, mais cependant moins profonde que chez *Cobboldia loxodontis*. Téguments à

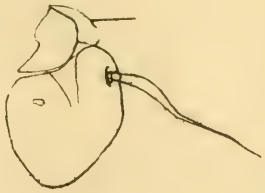


Fig. 8. — Antenne de *Cobboldia chrysidiformis* R. et B. × 40.

ponctuation assez abondante et de moyenne grosseur sur les flancs et le scutellum, plus espacée et plus fine sur le dorsulum ; à striation irrégulière et peu distincte sur le scutellum, en avant de celui-ci et au bord antérieur du dorsulum. Pilosité soyeuse, pâle, assez abondante, mais pas de traces de macrochètes.

Abdomen non déprimé, environ deux fois aussi long que large à la base, conique, cylindrique-renflé à la base, régulièrement rétréci en pointe vers l'extrémité postérieure. Les trois tergites basaux (premier + deuxième fusionnés, troisième et quatrième) sont nettement plus larges que longs et ont sensiblement la même longueur ; le cinquième est plus long que le précédent et environ aussi long que large au bord postérieur. Le tergite basal (premier + deuxième fusionnés) porte à la base une forte dépression médiane en selle, limitée de part et d'autre par une bosse. Ovipositor extensible, formé de quatre segments (sixième à neuvième) et conformé comme chez les autres *Cobboldia*. Tégument fortement luisant, à sculpture assez grossière constituée par de nombreux points enfoncés et une fine striation transversale, surtout nette aux bords postérieurs des tergites. Sternites sous forme de petites plaques elliptiques entourées d'une très large membrane ventrale.

Pattes relativement plus longues et plus grêles que chez *Cobboldia loxodontis*. Fémurs légèrement renflés, sensiblement cylindriques vers l'extrémité. Tibias environ de la longueur des fémurs, légèrement courbés vers la face interne ; ceux des pattes antérieures et moyennes grêles dans toute

leur longueur, légèrement et graduellement élargis vers l'extrémité ; ceux des pattes postérieures grêles et cylindriques dans leur tiers basal, puis brusquement élargis-aplatis en massue jusqu'à l'extrémité. Tarses grêles, un peu plus longs que les tibias, à articles non élargis-aplatis, tous sensiblement de même largeur ; le premier grêle, nettement plus court que les quatre suivants réunis ; le deuxième court ; les troisième et quatrième à peu près de même longueur, ensemble beaucoup plus longs que le deuxième ; le dernier faiblement élargi, environ de la longueur des troisième et quatrième réunis, muni de deux griffes très longues et de deux pelottes aussi longues que les griffes.

Ailes (fig. 9) relativement courtes et larges, n'atteignant pas l'extrémité postérieure de l'abdomen, environ deux fois et demie aussi longues que larges, à membrane très fortement ridée, luisante, presque glabre ; quelques rares poils très courts de couleur pâle vers le bord externe. Nervures d'un brun clair, plus rigides que chez *Cobboldia loxodontis*. Nervure transverse médiane oblique, placée beaucoup en deça de l'extrémité de la branche supérieure de la première nervure longitudinale sur la costale ; la nervure transverse marginale postérieure aboutit à peu près à égale distance du coude de la quatrième nervure longitudinale et de la nervure transverse médiane. Nervure transverse apicale coudée en angle droit arrondi envi-

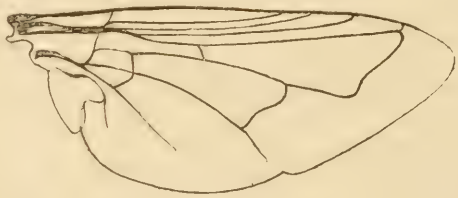


Fig. 9. — Nervation alaire de *Cobboldia chrysidiformis* R. et B. × 8.

ron en son milieu, le tronçon basal un peu moins long que le tronçon terminal relevé. L'extrémité de la troisième nervure longitudinale est relevée en angle vers le bord antérieur de l'aile. Première cellule marginale postérieure environ trois fois aussi longue que large, toujours complètement fermée et se terminant à peu près vis-à-vis de l'extrémité de la cellule cubitale. Cellule discoïdale courte, faiblement rétrécie vers la base, environ deux fois et demie aussi longue que large, coupée bien avant son milieu par la nervure transverse médiane. Costa à pilosité sétiforme abondante ; base renflée de la troisième nervure longitudinale avec quelques soies

♂. Diffère très peu de la ♀ chez cette espèce : Tête à front relativement un peu plus étroit, mesurant environ le tiers de la largeur totale de la tête vue de face. Abdomen cylindrique, relativement plus étroit que chez la ♀, beaucoup plus de deux fois aussi long que large à la base, moins conique à extrémité postérieure, laquelle est arrondie-obtuse et légèrement recourbée vers la face ventrale. Le segment basal nettement plus court que les suivants ; les deuxième, troisième et quatrième sensiblement de même longueur. — Hypopygium bien développé, replié et formant une bosse nette sous le dernier tergite, ayant la même structure fondamentale que chez *Cobboldia loxodontis*.

Tout le reste comme chez la ♀.

Description faite d'après de nombreux individus des deux sexes obtenus d'éclosion dans l'Ouellé.

Larves au troisième stade. — Elles sont toujours plus petites que celles de *Cobboldia loxodontis* Br. ; les plus grandes que nous ayons vues mesuraient 14 à 15 mm. de long sur 6 à 7 mm. de plus grande largeur. Leur coloration est d'un blanc sale.

La forme générale du corps est la même que chez les autres *Cobboldia* ; il n'existe pas de champs intermédiaires à la face dorsale et ventrale. Sur les flancs, des sillons longitudinaux plus ou moins prononcés délimitent des bourrelets latéraux : on en trouve de chaque côté trois par segment, sur les troisième et quatrième anneaux ; les segments cinq à onze n'en présentent plus que deux paires (une dorsale et une ventrale), et sur l'onzième, ces bourrelets sont incomplètement séparés. Comme chez *Cobboldia loxodontis*, il existe des champs fusiformes latéraux intermédiaires entre les anneaux cinq à six, six à sept, sept à huit et parfois aussi huit à neuf.

En outre, on trouve sur les bourrelets latéraux des huitième à onzième segments, de chaque côté, une protubérance conique papilliforme ; sur les neuvième et dixième elle est placée vers le tiers postérieur du bourrelet latéral ventral et dirigée en arrière ; sur le huitième elle est moins prononcée et occupe une position plus dorsale, vers le milieu du bourrelet ventral ; sur l'onzième elle est reportée vers le milieu du bourrelet latéral ventral. Enfin on en trouve même une indication sur le septième segment, sous forme d'un petit mamelon relevé occupant la place de la papille du huitième anneau.

Les deux segments du pseudo-céphalon sont conformés comme chez *Cobboldia loxodontis* ; il en est de même du segment anal qui est pourvu de trois paires de papilles coniques : deux sur la lèvre supérieure et une sur la lèvre inférieure.

Les stigmates antérieurs et les plaques stigmatiques postérieures ont la même structure et disposition que chez les autres *Cobboldia*.

Spinulation. — Elle est beaucoup moins abondante que chez *Cobboldia loxodontis* Br. Sur le pseudo-céphalon, sa disposition est sensiblement la même que chez cette espèce, mais elle est beaucoup plus faible et semble même faire défaut au milieu

de la face dorsale, au-dessus des antennes. — A la face ventrale, le bord antérieur des segments trois à neuf est garni d'épines; celui des dixième à douzième est inerme; sur le dixième on trouve parfois un petit groupe latéral d'épines. La spinulation est très faible au troisième segment, dont le bord antérieur est d'ailleurs très fortement rétracté; nous croyons pourtant qu'il en existe des traces, car on la trouve déjà chez la larve au premier stade. On trouve une ou deux rangées d'épines sur le quatrième segment; deux ou trois, sur le cinquième; trois ou quatre, sur les sixième et septième; deux ou trois, sur les huitième et neuvième; la spinulation ventrale du neuvième anneau est légèrement interrompue sur la ligne médiane. A la face dorsale, le bord antérieur des troisième à septième segments est garni d'épines; celui des huitième à douzième est inerme; parfois le huitième anneau montre un groupe latéral antérieur d'épines plus ou moins développées. Celles-ci sont courtes et placées sur un ou deux rangs sur le troisième segment; on en trouve deux rangées sur les cinquième et sixième; deux ou trois sur le quatrième, mais sur cet anneau les épines antérieures sont plus grandes et dirigées en avant; une ou deux rangées irrégulières sur le septième. Les aires épineuses dorsales des anneaux six et sept sont plus ou moins largement interrompues sur la ligne médiane. — Sur les flancs, on trouve une spinulation sur les champs fusiformes intermédiaires et au bord antérieur des bourrelets latéraux des anneaux trois à huit. — La spinulation du segment anal offre la même disposition que chez *Cobboldia loxodontis*, mais les épines sont plus courtes.

Pupe. — La coloration générale est d'un noir brunâtre luisant; les rebords postérieurs amincis des segments, ainsi que les plis qui se forment lors de la dessiccation de la peau larvaire tranchent par leur couleur brun clair. Pupe en tonnelet cylindrique au milieu, fusiforme, rétrécie graduellement et largement arrondie en avant, tronquée en arrière. Le segment anal (douzième) est complètement rétracté dans le précédent, invisible aussi bien de la face dorsale que de la face ventrale; la fente stigmatique, complètement obturée, ne laisse plus voir les stigmates postérieurs. Par contre, les stigmates antérieurs, qui chez la larve adulte ne s'élèvent pas au-dessus des tégu-

ments environnants, sont très saillants chez les pupes et se présentent comme deux protubérances renflées d'un brun jaunâtre, portées sur un court pédoncule ; leur extrémité élargie est festonnée par une couronne complète de petites papilles circulaires, au nombre de douze, au centre desquelles se voient les pseudo-ostioles stigmatiques. — Longueur : 13 à 15 mm. ; largeur maximum : 5 mm.

La durée de la nymphose est sensiblement la même que chez *Cobboldia loxodontis* Br. (19 à 20 jours).

Biologie de la mouche adulte. — Nous avons pu observer en captivité un très grand nombre de mouches de cette espèce, obtenues d'éclosion.

Observations sur le coït. — Nous avons vu des femelles à peine écloses accepter le coït, alors que la rétraction de l'ampoule frontale n'était pas complètement achevée. Le ♂ accroche l'extrémité postérieure de la ♀ à l'aide de son armature hypopygiale et est posé sur elle en lui maintenant les ailes serrées au corps au moyen de ses pattes antérieures. Nous avons vu un ♂ s'accoupler successivement à deux ♀ différentes : le premier coït commencé à 9 h. 27 du matin dura jusqu'à 10 heures, soit 33 minutes ; le second dura de 10 h. 7 à 10 h. 40, soit encore 33 minutes.

Les ♀ qui se sont accouplées, n'ont pas toutes donné des œufs ; nous ne pourrions donner la raison exacte de ce fait ; peut-être faut-il l'attribuer à un avortement des ovaires durant la dernière métamorphose ; ce qui semble l'indiquer, c'est que trois ♀ autopsiées peu après leur éclosion et non fécondées, avaient leurs deux ovaires remplis d'œufs ; d'autre part trois ♀ qui, après avoir été en coït, ont vécu quatre jours sans pondre, ne présentaient pas à l'autopsie de traces d'œufs dans l'abdomen.

Les ♀ commencent à déposer leurs œufs trois jours après leur éclosion ; elles meurent, en captivité du moins, deux ou trois jours après la ponte. Les ♂ paraissent vivre plus longtemps.

Observations sur la ponte. — L'un de nous a pu fréquemment assister à ce phénomène et a publié récemment une courte note à ce sujet (J. Rodhain, *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, 1915,

p. 278-279); il sera intéressant, pensons-nous, de relater ces observations en détail :

Une ♀, éclose le 30 novembre 1913 et tenue vivante dans un flacon à large goulot où nous avions placé quelques fragments de papier blanc lisse ordinaire, est vue, le 2 décembre, accouplée à un ♂ éclos après elle. Le lendemain (3 décembre) nous trouvons cette ♀ morte avec un œuf encore adhérent à sa tarrière et, sur un des bouts de papier, une couche d'œufs étroitement accolés les uns aux autres et placés assez régulièrement en quatre rangées parallèles rapprochées : la première rangée comptait 31, la deuxième 16, la troisième 13 et la dernière 14 œufs ; soit pour l'ensemble de cette ponte 74 œufs ; les extrémités des rangées étaient irrégulières. Dans la suite, nous avons encore observé dans les mêmes conditions plusieurs autres pontes ; l'une de celles-ci se composait de quatre rangées d'œufs et était remarquable par sa disposition très régulière : la première rangée comportait 24, la deuxième 28 et la troisième et quatrième chacune 27 œufs ; au total 106 œufs.

Une troisième ponte où les œufs étaient placés sur pas moins de huit rangées, comptait 172 œufs. Nous avons eu la chance d'assister à une partie de cette dernière ponte : Pendant le dépôt de tous les œufs d'une même rangée, le thorax et les pattes de l'insecte restent immobiles ; seul l'abdomen se meut de la gauche vers la droite et l'ovipositor en érection dépose en même temps avec une extrême rapidité les œufs à côté les uns des autres. Lorsque l'abdomen est arrêté dans son mouvement latéral, la mouche se déplace en avant et dépose de la même manière une nouvelle rangée en avant de la précédente. La durée totale de la ponte ne comporte que quelques secondes. Pendant la ponte, la tarière expulse en même temps que les œufs un liquide visqueux d'un blanc laiteux, qui se dessèche rapidement en brunissant et fait adhérer les œufs entre eux et à la surface lisse sur laquelle ils sont déposés. L'adhérence des œufs est très forte et on ne peut parvenir à les détacher sans les briser partiellement.

Nous avons pu préciser l'endroit où les mouches déposent leurs œufs dans la nature. Dans une expérience où nous avions introduit des feuilles d'arbres divers dans la petite cage en tulle renfermant nos mouches en captivité, les deux pontes suivantes

n'en furent pas moins déposées l'une sur du papier lisse, l'autre sur la paroi d'un verre. Cette préférence pour les surfaces lisses nous suggéra l'idée que la ponte pourrait bien se faire sur l'ivoire lisse des défenses de l'éléphant. Dans un troisième élevage nous avions placé à côté de feuilles vertes, une plaque de Petri et une petite défense d'hippopotame ; mais la seule ♀ qui voulut pondre, vint déposer ses œufs sur le verre lisse.

Nous avons dans la suite examiné une série de défenses

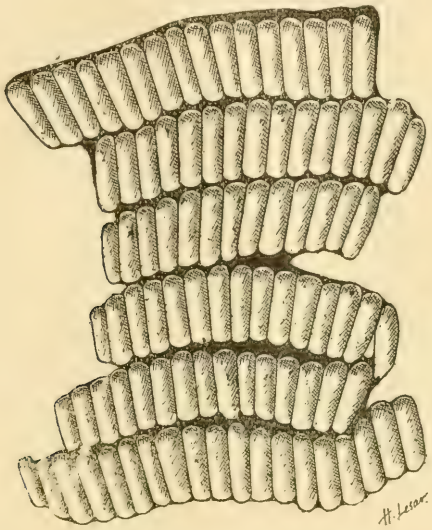


Fig. 10. — Paquet d'œufs de *Cobboldia chrysidiformis* R. et B. détaché de la base d'une défense d'éléphant. × 10.

d'éléphants et y avons toujours retrouvé les paquets d'œufs caractéristiques des *Cobboldia* ; la fig. 10 représente une ponte sur de l'ivoire. On rencontre les œufs exclusivement sur la face externe près de la lèvre, où la dent n'est pas continuellement frottée par les mouvements de la trompe. Il est dès lors aisé de comprendre comment les jeunes larves, après l'éclosion, parviennent très facilement par reptation dans la bouche et de là dans le tube digestif du Pachyderme. — Nos observations apportent ainsi la confirmation de l'hypothèse émise par Cobbold (1882) au sujet de l'origine des paquets d'œufs trouvés sur

les défenses de l'Eléphant d'Asie (v. plus haut, p. 411) ; mais il est à remarquer que nous ignorions ces observations antérieures de Sclater et de Cobbold, au moment de la publication de l'un de nous sur le même sujet (J. Rodhain, 1915).

Description de l'œuf. — Les nombreux œufs que nous avons pu examiner dans nos pontes, sont d'un blanc crémeux, à contour elliptique, aplati par pression réciproque sur les côtés, largement et régulièrement arrondi aux deux pôles. Ils adhèrent à leur support par leur face ventrale plane ; la face dorsale libre est régulièrement convexe. Leurs dimensions sont assez variables, les derniers œufs de chaque rangée étant ordinairement plus petits que les autres ; les plus grands mesurent environ 1 mm. de long sur un tiers de millimètre de large ; leur surface externe est luisante, uniformément lisse.

Les œufs ne montrent pas de trace d'opercule ; sur les défenses d'éléphants, il n'est pas rare de rencontrer des œufs éclos et on remarque alors que la coque est fendue irrégulièrement sur toute sa face dorsale libre ; en grattant des paquets d'œufs nous avons pu assister à la sortie des larves minuscules ; ces jeunes larves rampent activement.

Des quatre pontes que nous avons obtenues en captivité, aucun œuf n'est éclos naturellement, mais nous avons pu nous convaincre qu'ils étaient pourtant fécondés ; des œufs pondus vers le 5 décembre et non éclos le 18 janvier suivant renfermaient des larves mortes normalement constituées ; ces œufs avaient été conservés à l'abri de la pluie. Nous croyons que dans la nature, l'humidité de la pluie et des herbes ou provenant de l'haleine du proboscidien, ramollit la coque de l'œuf permettant ainsi aux jeunes larves de la briser facilement et de gagner ensuite par reptation la bouche de leur hôte.

Larves au premier stade (fig. 11). — Les larves minuscules que nous avons fait sortir des œufs, mesuraient alors 1 mm. de long sur 0,25 mm. de large ; mais en extension complète leur longueur peut atteindre 1,55 mm. Leur forme générale rappelle déjà celle des larves adultes ; elle est toutefois un peu plus trapue et les bourrelets latéraux ne sont guère indiqués. Elles se composent de douze segments distincts, les deux anneaux du pseudo-céphalon étant déjà bien séparés.

La spinulation ne diffère pas essentiellement de celle de la

larve adulte ; à la face ventrale on trouve des aires épineuses sur les segments trois à dix ; sur les troisième et cinquième, elles sont étroites, mais continues. La spinulation est la plus abondante sur les anneaux six, sept et huit, où les épines forment trois ou quatre rangs ; on n'en trouve plus qu'une ou deux rangées plus ou moins nettes sur les neuvième et dixième ;

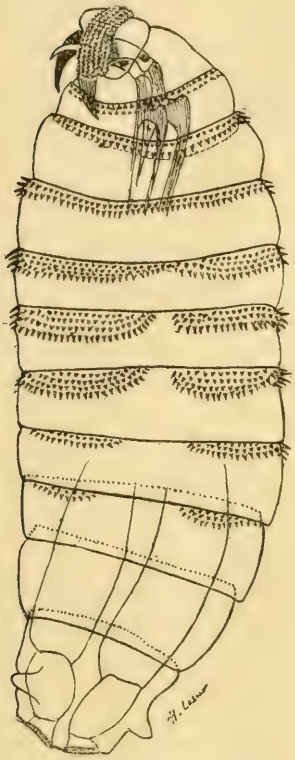


Fig. 11. — *Cobboldia chrysidiformis* R. et B. Larve au premier stade vue de la face ventrale. X 100.

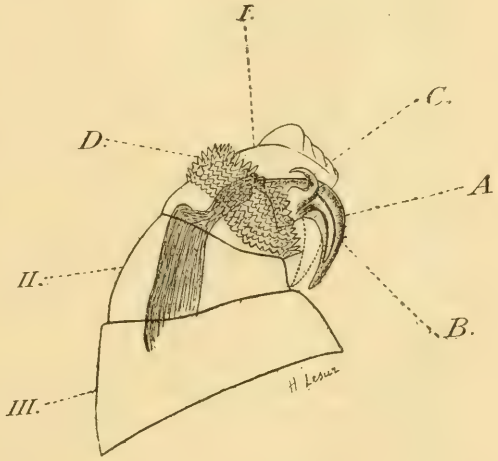


Fig. 12. — *Cobboldia chrysidiformis* R. et B. Segments antérieurs de la larve au premier stade vue de profil. X 125. — I, II et III : 1er, 2e et 3e segments ; A, B et C : les trois crochets buccaux ; D : bourrelet annulaire spinuleux du premier segment.

l'aire épineuse, rétrécie sur le milieu du sixième anneau, est interrompue sur la ligne médiane des segments suivants, cette interruption s'élargissant vers l'arrière et occupant près du quart de la largeur du dixième anneau.

L'armature buccale a une structure complexe et difficile à

élucider. Le premier segment céphalique (fig. 12) est armé de six crochets saillants de taille inégale, placés en deux groupes trois, de part et d'autre de l'atrium buccal. Dans chaque groupe on trouve un crochet très vigoureux, fortement recourbé vers la face ventrale et rapproché de la ligne médiane du corps ; sa base élargie s'articule sur le squelette chitineux pharyngien (fig. 12, A). Sur la face inféro-externe du gros crochet, sont implantés par une base commune deux autres crochets plus courts et plus étroits, qui divergent vers l'extérieur ; le plus grand des deux (fig. 12, B) a une direction inféro-externe (vers la face ventrale) ; le plus petit (fig. 12, C) est recourbé vers la face dorsale (direction supéro-externe). Les deux gros crochets médians sont parallèles à la base et légèrement divergents vers la pointe ; ils correspondent vraisemblablement aux crochets buccaux de la larve adulte ; tandis que les deux paires de petits crochets sont des formations accessoires, qui disparaissent à la première mue. L'atrium buccal, les crochets et les antennes sont déjà, comme chez la larve adulte, complètement encerclés par un bourrelet annulaire armé de très nombreuses épines imbriquées (fig. 12 *d*).

Dans le segment anal (douzième) on aperçoit par transparence les terminaisons chitinisées des trachées, qui s'ouvrent au niveau de deux plaques chitineuses ovalaires très minces, percées de petits orifices.

Nous avons essayé sans succès d'infecter des cobayes et des chèvres par des larves au premier stade de *Cobboldia* ; mais ces expériences n'ont pu être poursuivies régulièrement.

II. — LES OESTRIDES GASTRICOLES DES RHINOCÉROS

Historique

La première relation de la présence de larves d'Œstres gastricoles chez le Rhinocéros d'Afrique date de 1839 : Hope, dans un mémoire sur des larves parasites de l'homme (*Trans. entom. Soc. London*, II, pt. 3, p. 256-271, Tab. XXII), figura alors incidemment (sans le décrire) un de ces parasites et l'appela *Œstrus rhinocerontis* Owen, nom sous lequel il était classé

dans un musée (*op. cit.*, p. 259, Tab. XXII, fig. 1 et 1*a*). En 1863, Brauer (*Monogr. d. Œstriden*, p. 92) décrivit sommairement, d'après la figure de Hope, la même larve sous le nom de *Gastrophilus rhinocerontis*. Comme il existe plusieurs Œstrides gastricoles très semblables chez le Rhinocéros africain, il est impossible de rapporter avec certitude le parasite de Hope à une des espèces décrites ultérieurement.

La présence de larves gastricoles chez les Rhinocéros de l'Afrique du Sud fut ensuite signalée par le voyageur Delegorgue, qui écrit à propos des Œstres : « Le Rhinocéros simus en avait aussi quelque peu, non sous la peau, mais dans son estomac. Le Rhinocéros africanus bicornis pourrait bien réclamer le titre de père nourricier des Œstres. On ne saurait s'imaginer la quantité contenue dans son estomac ; c'était à les mesurer au boisseau, à les prendre à la pelle. Cette différence en nombre est constante chez les deux espèces et j'incline fortement à penser que le Rhinocéros africanus bicornis ne doit sa méchanceté, la fureur qui le distingue, qu'à la présence de ces milliers de parasites, absolument comme l'homme qu'habite le ténia » (*Voyage dans l'Afrique australe*, II, 1847, p. 356).

Les notions précises sur ces parasites sont, malgré l'abondance chez leur hôte, de date relativement récente. En 1885, Brauer put pour la première fois examiner des larves gastricoles provenant d'un *Rhinoceros sumatrensis* mort au Jardin Zoologique de Hambourg ; il reconnut qu'elles s'écartent complètement des *Gasterophilus* et les rangea dans un genre nouveau *Gyrostigma*, sous le nom de *G. sumatrensis* (*Verh. K. K. Zool. bot. Ges. Wien*, XXXIV, p. 269-270, Tab. X). En 1892 (*Sitz. Ber. K. Ak. Wiss. Wien., math. naturw. Cl.*, CI, Abth. 1, p. 8), il rapporte au même genre les larves africaines d'*Œstrus rhinocerontis* Owen figurées par Hope.

Une mouche œstride des plus remarquables fut décrite en 1895, par Corti, du pays des Galla, sous le nom de *Spathicera Pavesii* (*Ann. Mus. civ. Genova*, ser. 2, XV, p. 144-147) ; l'auteur émit déjà l'hypothèse qu'elle pouvait appartenir à une larve gastricole, probablement du genre *Cobboldia* ou *Gyrostigma*. Brauer, en complétant la description de ce Diptère, montra à son tour la grande probabilité de l'identité de *Spathicera* avec *Gyrostigma* (*Sitz. Ber. K. Ak. Wiss. Wien, math. naturw.*

Cl., CIV, Abth. 1, 1895, p. 582-588, Tab.). Il revient encore sur cette hypothèse lors de la description de *Gyrostigma rhinocerontis bicornis* sur des larves d'un Rhinocéros de l'Afrique Orientale (*Denkschr. k. Ak. Wiss. Wien, math. naturw. Cl.*, LXIV, 1897, p. 261, Tab., fig. 19).

Ce n'est pourtant que 10 ans plus tard que cette identité fut définitivement établie par Y. Sjöstedt [*Wiss. Ergebn. Schwed. Zool. Exp. Kilmandjaro* (1905-1906), Bd. II, Abth. 10, 2, 1908, p. 11-19, Tab.]. Cet explorateur réussit à obtenir l'imago d'une larve recueillie chez *Rhinoceros bicornis* au Kilimandjaro ; l'espèce, qu'il nomma *Spathicera meruensis*, lui sembla différente à la fois de la mouche *Spathicera Pavesii* Corti et des larves *Gyrostigma rhinocerontis bicornis* Brauer (voir aussi E. Bau, *Centralbl. f. Bacter. Parasitenk.*, Abth. 1, Orig., Bd. XLVIII, 1908, p. 164-167). — En faisant part de cette découverte de Sjöstedt, Poulton (*Proc. entom. Soc. London*, 1908, p. XXIX-XXX) relate une curieuse observation de S. A. Neave : cet entomologiste observa en 1908, dans la vallée de la Luangwa (N. E. Rhodesia), trois mouches gigantesques sur le cadavre d'un Rhinocéros fraîchement tué ; ces diptères, qui étaient à n'en pas douter des *Spathicera*, ne voulaient pas quitter le cadavre et se laissèrent prendre à la main ; Neave nota aussi la ressemblance étonnante de ces mouches avec certains gros Hyménoptères (*Salius* sp.) d'un noir bleuâtre à pattes orangées.

Signalons encore les études de G. Enderlein sur les larves gastricoles de Rhinocéros : En 1899, il fit un examen histologique très complet des organes respiratoires de *Gyrostigma* et signala incidemment l'existence de *G. sumatrense* Br. chez *Rhinoceros lasiotis* (*Sitz. Ber. K. Ak. Wiss. Wien, math. naturw. Cl.*, CVIII, Abth. 1, p. 235, Tab. I-III). — Il décrivit ensuite, sous le nom de *Gyrostigma conjungens*, une larve très remarquable provenant de *Rhinoceros bicornis* du Kilimandjaro, et assimila en même temps à *Gyrostigma rhinocerontis bicornis* Br. d'autres larves de l'Afrique Orientale (d'après Sjöstedt, 1908, *op. cit.*, ces dernières appartiendraient en réalité à *Spathicera meruensis* Sjöst.) (*Arch. f. Naturg.*, Jahrg. LXVIII, Beineft, 1901, p. 23-39, Tab. I). — Enfin, plus récemment, Enderlein, en se basant sur le fait que les caractères de *Gyrostigma conjun-*

gens font à certains égards le passage entre *Gyrostigma* Br. (= *Spathicera* Corti) et *Gasterophilus* Leach, a fait de cette espèce le type d'un genre nouveau *Stomachomyia* (*Stettin. entom. Zeitg.*, LXXII, 1911, p. 141-144).

Position systématique des parasites gastricoles des Rhinocéros. — D'après l'ensemble des caractères de l'insecte adulte, ces parasites se rangent dans le voisinage immédiat des *Gasterophilus* et forment avec ce dernier genre une sous-famille particulière, dont il sera bon de donner ici les caractères.

Subfam. **Gasterophilinæ.**

Syn. : *Œstridæ gastricolæ* Brauer, *Wien. entom. Zeitg.*, VI, 1887, p. 8 et p. 12.

Œstridæ gastricolæ, groupe de *Gastrophilus* et *Gyrostigma*, Brauer, *Wien. Entom. Zeitg.*, VI, 1887, p. 218; Brauer et v. Bergenstamm, *Denkschr. K. Ak. Wiss. Wien, math. naturw. Cl.*, LVI, 1889, p. 159.

Gastricolæ Gruppe I, Brauer, *Denkschr. K. Ak. Wiss. Wien, math. naturw. Cl.*, LXIV, 1897, p. 280.

Gastrophilinæ E. Girschner, *Illustr. Wochenschr. f. Entom.*, I, 1896, p. 63 ; *Ibid.*, II, 1897, p. 668. — M. Bezzi et P. Stein, *Kat. d. Paläarkt. Dipt.*, III, 1907, p. 593. — G. Enderlein, *Stett. entom. Zeitg.*, LXXII, 1911, p. 141. — J. Schnabl et H. Dziedzicki, *Nov. Act. Ac. Leop. Car. Halle*, XCV, nº 2, 1911, p. 70 et p. 229.

Caractères généraux. — Imago : Vertex large dans les deux sexes. Pièces buccales et palpes rudimentaires. Suture transverse médiane du dorsulum largement interrompue au milieu. Callus postalaires peu différenciés, à suture superficielle. Ailes à membrane irrégulièrement ridée ; quatrième nervure longitudinale droite, non relevée en nervure transverse apicale ; la costale bien développée jusqu'à l'extrémité de la troisième nervure longitudinale seulement ; au delà elle disparaît insensiblement avant la pointe de l'aile et n'atteint pas l'extrémité de la quatrième nervure longitudinale ; sixième nervure longitudinale (anale) longue, atteignant presque le bord postérieur de l'aile. Les deux cuillerons sensiblement égaux et très peu développés, séparés par un angle très plan ; le cuilleron thoracique, très petit, reste fort éloigné du bord du scutellum et laisse le balancier librement exposé. Pas de traces de soies hypopleurales ni sternopleurales. Premier et deuxième tergites

abdominaux séparés par une suture nette. Membrane ventrale très largement développée. Hypopygium du ♂ de moyenne grosseur, formant une bosse bien visible ; cinquième sternite abdominale du ♂ à bord postérieur largement échancré en arc de cercle, les lobes latéraux courts et triangulaires.

Larves au troisième stade. — Gastricoles chez les Equidés et les Rhinocéros. — Deux paires de crochets buccaux (une paire plus courte externe et une paire triangulaire droite interne) ; bourrelets antennaires tuberculiformes, largement écartés l'un de l'autre, entourés d'un anneau de chitine à la base, pourvus chacun de deux points ocellaires (ceux-ci sont difficiles à découvrir chez *Gasterophilus*) ; douze anneaux, les deux premiers plus ou moins fusionnés en un pseudo-céphalon, le douzième libre, réuni par une large base au précédent. Cavité stigmatique postérieure fermée par deux lèvres dépourvues de papilles. Larves amphipneustiques, mais les stigmates antérieurs sont rétractés ; plaques stigmatiques postérieures pourvues chacune de trois péritrèmes courbés ou sinueux, avec des travées chitineuses internes opposées les unes aux autres.

Les *Gasterophilinæ* doivent se rattacher, comme l'a reconnu Girschner, à la famille des *Anthomyidæ*, par l'absence de soies hypopleurales ; mais ils représentent dans ce groupe de Myodaires *Calypteræ* un type primitif, ayant conservé beaucoup des caractères propres aux *Acalypteræ*. Citons parmi ces caractères archaïques : le vertex large dans les deux sexes ; la suture transverse médiane nette et profonde sur les côtés seulement du dorsulum, effacée sur le milieu ; le callus postalaire peu différencié ; la quatrième nervure longitudinale non relevée en nervure transverse apicale ; le faible développement des cuillerons ; la séparation par une suture nette du premier et deuxième tergite abdominal.

Chez les Muscides supérieurs on trouve à la base de chaque aile deux cuillerons : l'un est attaché à l'aile même et se meut avec celle-ci : c'est le cuilleron alaire (*squamula alaris* de Girschner ou *squama superior* de Robineau-Desvoidy) qui existe chez tous les Diptères ; l'autre est fixé au thorax et immobile : c'est le cuilleron thoracique (*squamula thoracalis* de Girschner ou *squamula inferior* de Robineau-Desvoidy) ; il n'existe bien développé que chez les Diptères les plus évolués ; chez les for-

mes plus primitives il se présente comme un simple ruban à peine élargi *(frenum squamulare)* qui prolonge le cuilleron alaire vers l'angle du scutellum. Le cuilleron thoracique est une expansion en forme d'écaille du frenum squamulaire, expansion qui, d'après Girschner, sert d'organe protecteur pour le stigmate métathoracique et pour le balancier; son apparition coïncide avec une puissance plus grande du vol, avec une adaptation plus parfaite à la vie aérienne et elle ne s'observe que chez les formes les plus évoluées et les plus récentes (cfr. E. Girschner, *Ueber die Postalar-Membran der Dipteren. — Illustr. Wochenschr. f. Entom.*, II, 1897, p. 534 et seq.).

Girschner considère avec raison comme premier sternite abdominal l'écaille plus ou moins distincte qui se trouve chez tous les Muscides à l'extrême base de la face ventrale de l'abdomen et qui recouvre toujours de ses bords les flancs des tergites. Le tergite correspondant à cette écaille ne se retrouve que chez les formes les moins évoluées, ayant conservé la segmentation primitive de l'abdomen. Chez la plupart des *Calypteræ*, le véritable premier tergite est ou bien rudimentaire, ou bien fusionné au second tergite (l'ensemble des deux premiers tergites vrais forme alors le premier tergite apparent; c'est le cas chez les *Œstrinæ*) (cfr. E. Girschner, *Illustr. Wochenschr. f. Entom.*, I, 1896, p. 15, en note).

Nous basant sur l'étude des insectes adultes, qui, de même que pour les autres Muscides à larves parasites, permet seule, à notre avis, la classification rationnelle de ces Diptères, nous ne pouvons admettre à l'heure actuelle dans la sous-famille des *Gasterophilinæ* que les deux genres *Gasterophilus* Leach et *Gyrostigma* Brauer. On pourra les distinguer par les caractères suivants :

A. — LARVES AU TROISIÈME STADE

1. *a)* Larves de dimensions moyennes, ne dépassant jamais 20 mm. de long. Pas de bourrelets intermédiaires latéraux entre les segments médians. Péritrèmes des plaques stigmatiques postérieures en forme d'arcs simples, faiblement courbés. Stigmates antérieurs à poche à air tapissée intérieurement de chitine spongieuse. [1] *Gasterophilus* Leach (*Gastrophilus* Auct.).

[1] Leach (*On the arrangement of œstrid. Ins.*, 1817, p. 2. — *Mem. Wern. Soc. Edinburgh*, II, pt. 2, 1818, p. 568) a écrit *Gasterophilus*; nous ne voyons pas de motif pour modifier cette orthographe originelle en celle de *Gastrophilus* adoptée par tous les auteurs postérieurs.

b) Larves atteignant jusqu'à 35 mm. de long. Des bourrelets intermédiaires latéraux distincts sur les flancs entre les cinquième à neuvième segments. Péritrèmes des plaques stigmatiques postérieures en arcades concentriques, plus ou moins fortement courbées et une ou plusieurs fois sinueuses. Stigmates antérieurs à structure interne de la poche à air variable d'après les espèces. . . . . *Gyrostigma* Brauer.

B. — MOUCHES ADULTES

1. *a)* Espèces de taille moyenne : 9 à 17 mm. Ocelles présents. Antennes à deuxième article court, rarement un peu cupuliforme, mais n'enveloppant jamais entièrement le troisième article, l'extrémité jamais fendue en lobes spatuliformes. Arête faciale au dessus de l'épistome, étroite et linéaire. Pattes courtes et grêles, à pulvilles bien développés. *Gasterophilus* Leach.

b) Espèces de grande taille : 20 à 35 mm. Ocelles absents. Antennes à deuxième article allongé, cupuliforme, enveloppant complètement le troisième article, fendu très profondément en deux lobes spatuliformes. Arête faciale au-dessus de l'épistome, large et plane. Pattes longues et robustes, à fémurs renflés vers la base ; pulvilles très petits, rudimentaires. . . . . *Gyrostigma* Brauer.

Observation. — G. Enderlein, en se basant uniquement sur les caractères larvaires, croit pouvoir créer pour *Gyrostigma conjungens* End. (dont l'imago est inconnu) un genre particulier *Stomachomyia* Enderl., caractérisé par la très faible sinuosité des péritrèmes des stigmates postérieurs et la structure des stigmates antérieurs dont la poche à air est tapissée intérieurement de chitine spongieuse. Ces deux particularités rapprocheraient la larve de *G. conjungens* des *Gasterophilus*. En l'absence de données sur le stade adulte, cette création est pour le moins inopportune ; bien plus, les caractères invoqués nous paraissent de très minime valeur. Si l'on veut accepter *Stomachomyia*, il faudra, pour être logique, ranger dans une coupe générique particulière les *G. meruensis* Sjöst. et *G. Pavesii* Corti qui, par la structure des stigmates antérieurs et la forme des péritrèmes, s'écartent autant de *G. sumatrensis* Br. (type du genre *Gyrostigma*) que ce dernier de *G. conjungens*.

Genre **Gyrostigma** Brauer.

Verh. k. k. Zool. bot. Ges. Wien., XXXIV, (1884), 1885, p. 269, Tab. X. *Denkschr. K. Ak. Wiss. Wien, math. naturw. Cl.*, LXIV, 1897, p. 261. — G. Enderlein, *Sitz. Ber. K. Ak. Wiss. Wien, math. naturw. Cl.*, CVIII, Abth. 1, 1899, p. 235-303. *Arch. f. Naturgesch.*, LXVII, Beiheft, 1901, p. 34. *Stett. entom. Zeitg.*, LXXII, 1911, p. 141. — E. Bau, *Genera Insect. Œstrin.*, 1906, p. 10.

Génotype : **Gyrostigma Sumatrensis** Brauer, 1885.

Syn. : *Spathicera* E. Corti, *Ann. Mus. Civ. Genova*, ser. 2, XV, 1895, p. 144. — Brauer, *Sitz. Ber. K. Ak. Wiss. Wien, math. naturw. Cl.*, CIV, Abth. 1, 1895, p. 582. — E. Bau, *Genera Insect. Œstrin.*, 1906, p. 9. — Y. Sjöstedt, *Wiss. Ergebn. Schwed. Zool. Exped. Kilimandjaro* (1905-1906), II, Abth. 10, 2, 1908, p. 12.

Stomachomyia G. Enderlein, *Stett. entom. Zeitg.*, LXXII, 1911, p. 143.

Caractères génériques. — *Imago.* — Mouches de grande taille, 20 à 35 mm. de long, trapues, à abdomen allongé et recourbé vers l'extrémité postérieure, à pilosité courte et peu abondante. Tête volumineuse, mais faiblement renflée, à vertex aplati entre les yeux ; pas de traces d'ocelles. Mediana très larges, à gros rides irréguliers. Arête faciale reliant l'épistome aux cupules antennaires large et plane, se prolongeant sous forme de faible crête entre les antennes ; ces dernières bien développées, à deuxième article très grand, cupuliforme, renfermant le troisième article qui est petit et presque invisible de la face ; la cupule du deuxième article est fendue très profondément sur les côtés en une pièce antérieure écailleuse et une pièce postérieure digitiforme. Pattes très longues et robustes, les fémurs très fortement renflés vers leur base, les hanches toujours inermes chez le ♂ ; tarses allongés, grêles, non élargis, à griffes longues, robustes et simples ; les pulvilles rudimentaires, à peu près invisibles. Ailes très développées, presque aussi longues que le corps ; la nervation analogue à celle de *Gasterophilus*.

Larves au troisième stade. — Gastricoles chez les Rhinocéros. — Larves de grande taille, atteignant jusqu'à 35 mm. de long sur 13 mm. de plus grande largeur, à contour en ovale très allongée, l'extrémité antérieure faiblement rétrécie en demi-cercle, l'extrémité postérieure tronquée à peu près en ligne droite ; corps légèrement déprimé dorso-ventralement, à peu près également convexe sur les deux faces ; douze anneaux, les deux segments céphaliques bien distincts ; pas de champs intermédiaires dorsaux ou ventraux ; sur les flancs, des bourrelets latéraux superposés au nombre de trois sur les anneaux trois à sept, et de deux sur les anneaux huit à onze ; les flancs présentent en outre quatre bourrelets intermédiaires fusiformes, bien

distincts et épineux entre les anneaux cinq à neuf; un cinquième, inerme, est plus petit et ordinairement caché entre les segments neuf et dix. Deux paires de crochets buccaux, ceux de la paire externe très vigoureux, saillants, courbés en griffes ; ceux de la paire interne très courts, en forme de stylets droits. Bourrelets antennaires largement écartés l'un de l'autre, chacun d'entre eux portant à la base un anneau de chitine incomplet renfermant deux points ocellaires. Segment anal libre, à face postérieure presque verticale portant les deux plaques stigmatiques postérieures; celles-ci peuvent être cachées sous deux lèvres, l'une ventrale, l'autre dorsale, portant chacune quatre papilles superficielles. Larves amphipneustiques. Les stigmates antérieurs, bien développés et fonctionnels, comportent les mêmes parties essentielles que chez *Cobboldia* ; ils s'ouvrent au fond du pli qui sépare les deuxième et troisième segments.

Les deux plaques stigmatiques postérieures sont grandes, d'un brun pâle, en forme de demi-lune, perpendiculaires, rapprochées et parallèles; leurs encochures, très larges et peu profondes se font vis-à-vis, de façon à limiter un large champ médian au centre duquel s'observe la cicatrice des stigmates postérieurs du deuxième stade. Chaque plaque est pourvue de trois arcades ou péritrèmes allongés coudés ou sinueux, parfois en méandres. La surface externe de la plaque comporte une membrane cuticulaire très mince au-dessus des péritrèmes ; au niveau de chaque péritrème elle présente, d'après Enderlein, une véritable fente ouverte, étroite, occupant toute la longueur de l'arcade, à bords garnis de soies chitineuses excessivement fines. Des poutres de support de chitine épaissie séparent les divers péritrèmes et font le tour de chaque plaque. A l'intérieur de chaque péritrème on trouve une série nombreuse de crampons chitineux transversaux, semi-circulaires, insérés par leur large base épaissie sur la face interne de la mince membrane cuticulaire ; ces crampons maintiennent ainsi la fente ouverte.

Les plaques stigmatiques limitent une chambre à air spacieuse dans laquelle débouchent six paires de troncs trachéens ; immédiatement en arrière des plaques, la paroi de la chambre à air s'épaissit en un anneau chitineux faisant saillie vers l'intérieur de façon à former un diaphragme placé parallèlement

aux plaques; les bords de ce diaphragme s'épaississent au milieu (en haut et en bas) et ces deux bourrelets s'appliquent contre la face interne des plaques stigmatiques auxquelles ils servent ainsi de soutien.

Système trachéen. — Les quatre paires de troncs coniques se ramifient et les fins rameaux se terminent par des cellules trachéennes; la paire de trachées intestinales est conformée comme chez *Cobboldia*; la paire de troncs latéraux se ramifie en dendrites comme chez *Gasterophilus*, envoyant un certain nombre de branches dans chaque segment; les extrémités antérieures très amincies des troncs latéraux aboutissent aux poches à air des stigmates antérieurs; il n'existe pas de vessies trachéennes.

Des quatre espèces de ce genre, deux seulement sont connues à la fois à l'état larvaire et parfait; pour les deux autres les larves seules ont été décrites.

A. — LARVES AU TROISIÈME STADE

1. *a*) Plaques stigmatiques postérieures à péritrèmes simplement coudés. Stigmates antérieurs à poche à air tapissée d'une masse de chitine spongieuse. . . . . *G. conjungens* Enderlein.

b) Plaques stigmatiques postérieures à péritrèmes courbés en S ou plusieurs fois sinueux. Stigmates antérieurs à poche à air tapissée d'excroissances chitineuses en forme de ballons ou de tiges recouvertes d'écailles . . . 2

2. *a*) Plaques stigmatiques postérieures à péritrèmes courbés en S. Poche à air des stigmates antérieurs tapissée d'une mince couche de chitine spongieuse sur laquelle s'élèvent de nombreux piliers terminés par un ballon. Spinulation dorsale un peu interrompue au milieu sur tous les segments. . . . . *G. sumatrensis* Brauer.

b) Plaques stigmatiques postérieures à péritrèmes 3 ou 4 fois sinueux, en méandres; poche à air des stigmates antérieurs tapissée par de nombreuses tiges de chitine cylindriques recouvertes de minces écailles imbriquées. Spinulation dorsale seulement interrompue avec netteté au milieu sur les dixième et onzième segments 3

3. *a*) Larves à nombreuses taches et flammes d'un brun noirâtre sur un fond jaune corné. Epines des ceintures peu nombreuses, assez largement écartées les unes des autres (les épines de la rangée antérieure de chaque segment écartées à leur base d'environ leur largeur). . . . . *G. meruensis* Sjöstedt.

b) Larves unicolores, d'un jaune corné, parfois uniformément plus foncées vers l'arrière. Epines plus nombreuses, beaucoup plus serrées dans chaque rangée . . . . . *G. pavesii* Corti.

B. — MOUCHES ADULTES

1. *a*) Espèce de grande taille, de 30 à 35 millimètres de long. Coloration brune pâle plus étendue au thorax. Front relativement large, mesurant au vertex environ la moitié de la largeur de la tête vue de face ; la bande longitudinale médiane relativement plus étroite que chez l'espèce suivante, n'occupant pas la moitié de la largeur du front au niveau du ptilidium ; le champ ocellaire par contre plus étendu et descendant presque jusqu'au ptilidium. Ailes environ trois fois aussi longues que larges. . *G. pavesii* Corti.

b) Espèce de taille plus petite, 24 à 25 millimètres de long. Coloration brune pâle réduite sur le thorax à une étroite bande médiane. Front relativement plus étroit, mesurant au vertex un peu plus du tiers de la largeur de la tête vue de face ; la bande longitudinale médiane relativement plus large que chez *G. pavesii*, occupant encore la moitié de la largeur du front au niveau du ptilidium ; le champ ocellaire moins étendu, ne descendant pas au-dessous du milieu du front. Ailes près de trois fois et demie aussi longues que larges. . . . . *G. meruensis* Sjöstedt.

1. **Gyrostigma sumatrensis** (larve) Brauer

Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien, XXXIV (1884), 1885, p. 269, Tab. X, fig. 1-6. — G. Enderlein, *Sitz. Ber. K. Ak. Wiss. Wien, math. naturw. Cl.*, CVIII, Abth. 1, 1899, p. 235, Tab. I, fig. 4 et 10 ; Tab. II, fig. 17 et 29 ; Tab. III, fig. 39-40. *Arch. f. Naturgesch.*, LXVII, Beiheft, 1901, p. 23, Tab. I, fig. 2. *Stett. entom. Zeitg.*, LXXII, 1911, p. 141. — E. Bau, *Genera Insect. OEstrin.*, 1906, p. 10, Tab. I, fig. 6.

Sumatra. — Larves dans l'estomac de *Rhinoceros sumatrensis* Cuv. (Brauer) ; individu mort à Hambourg) et de *Rh. lasiotis* Sclater (Enderlein ; individu mort au Jardin Zoologique de Leipzig).

Larves au troisième stade. — Une description détaillée de ces parasites ne paraît pas avoir été publiée jusqu'ici. Brauer (1885) se contente d'indiquer les différences entre ces larves et celles des *Gasterophilus* : Les arcades des stigmates postérieurs (fig. 13) forment de part et d'autre de la ligne médiane trois bandes sinueuses, serrées, en zig-zag dans une plaque semi-circulaire. On trouve sur les flancs un bourrelet intermédiaire cylindrique muni d'épines entre les segments cinq et six, six et sept, sept et huit, huit et neuf, ainsi que neuf et dix d'après Enderlein

(1901), mais ce dernier bourrelet est souvent rétracté. Les segments trois à onze portent au bord antérieur trois couronnes complètes d'épines alternantes ; les épines de la couronne antérieure sont les plus développées, les suivantes successivement plus petites. Il existe deux paires de crochets buccaux, une paire latérale courbée, une paire médiane droite. Les antennes sont conformées comme chez *Gasterophilus*, et de même que chez ce genre, chacune d'entre elles porte un cercle chitineux incomplètement fermé entourant deux points ocellaires.

Longueur : 31 millimètres ; largeur au milieu : 11 millimètres.

Imago inconnu.

Chez cette espèce les péritrèmes des plaques stigmatiques postérieures (fig. 13) sont faiblement sinueux et atteignent une longueur de 5 mm. 6. Les crampons semi-circulaires internes qui en soutiennent la fente, sont au nombre de 140 environ par péritrème, placés à des distances de 0 mm. 04 ; leur forme est assez analogue à celles des *Gasterophilus* ; mais leur tige chitineuse interne arquée s'épaissit au milieu sous la fente en une petite plaque rhombique qui s'anastomose avec les plaques médianes des crampons voisins par un cordon chitineux parcourant toute la longueur du péritrème. Dans chaque stigmate antérieur l'entonnoir externe mesure 1,4 mm. de long avec une ouverture libre de 0 mm. 13. La poche à air est relativement grande, ayant jusqu'à 3 millimètres de long sur 1 mm. 4 de plus grande largeur ; elle est insérée sur un col court et fortement coudé ; sur une coupe transversale elle est un peu comprimée de côté. Sa face interne est tapissée d'une mince couche de chitine spongieuse, sur laquelle s'élèvent de nombreux piliers serrés terminés par un ballon en ellipsoïde. Les piliers comprennent une partie centrale chitineuse solide creusée d'un mince canal, et une mince couche externe spongieuse. Le ballon terminal, en ellipsoïde (0 mm. 93 à 0 mm. 07 de long sur 0 mm. 03 à 0 mm. 04 de diamètre) présente une massue centrale creuse de chitine émettant dans toutes les directions

Fig. 13. — Plaque stigmatique postérieure de la larve au troisième stade de *gyrostigma sumatrensis* Br. (d'après Brauer).

des dendrites ramifiés, dont les dernières ramifications viennent soutenir la paroi externe du ballon. Cette paroi, parsemée extérieurement de fins cils, paraît à première vue être une mince membrane continue ; en réalité elle est constituée par un réseau de fils chitineux anastomosés en mailles serrées (d'après Enderlein, 1899).

2. **Gyrostigma conjungens** (larve) Enderlein

Arch. f. Naturgesch., LXVII, Beiheft, 1901, p. 24, Tab. I, fig. 1, 9-13. — E. Bau, *Genera Insect. Œstrin.*, 1906, p. 10.

Syn. : *Spathicera conjungens* Y. Sjöstedt, *Wiss. Ergebn. Schwed. Zool. Exped. Kilimandjaro* (1905-1906), II, Abth. 10, 2, 1908, p. 15, Tab. fig. 17.

Stomachomyia conjungens Enderlein, *Stettin. entom. Zeitg.*, LXXII, 1911, p. 144.

Afrique orientale (entre le Kilimandjaro et le Meru, dans la steppe de Ngare-Nairobi). — Larves dans l'estomac de *Rhinoceros bicornis* L.

Larves au troisième stade (d'après Enderlein). — Elles mesurent 24 millimètres de long et 10 millimètres de plus grande largeur au milieu. La spinulation est analogue à celle de *G. sumatrensis* : à la face dorsale les segments trois à neuf offrent trois ou quatre rangées alternantes d'épines, celles de la première rangée beaucoup plus grosses que les suivantes ; sur le segment neuf la spinulation est faiblement interrompue au milieu ; le dixième segment porte deux rangées largement interrompues au milieu et sur l'onzième segment on ne trouve plus qu'une rangée sur les côtés. A la face ventrale les segments trois à onze portent trois rangées alternantes d'épines. Les bourrelets fusiformes intermédiaires latéraux portent moins d'épines que chez *G. sumatrensis* et *G. pavesii* : le premier (entre le cinquième et sixième anneau) en montre deux à quatre (ordinairement trois) ; le deuxième, deux ou trois (ordinairement trois) ; le troisième, deux ou trois (ordinairement deux) ; le quatrième 0 à 2 (ordinairement 0) ; le cinquième est toujours inerme et d'ailleurs souvent caché.

Plaques stigmatiques postérieures (fig. 14) avec 3 péritrèmes très longs, non sinueux, mais présentant vers le milieu de leur longueur un fort coude ou angle arrondi, à convexité dirigée vers le dehors; le bras ventral du coude offre parfois en outre un léger relèvement ou sinuosité vers le milieu de sa longueur ; chaque péritrème atteint 3 mm. 5 de long et renferme 70 crampons internes ; ces crampons ont sensiblement la même forme que chez *G. sumatrensis*, mais leurs bras latéraux sont plus élargis et aplatis. Les stigmates antérieurs ont sensiblement lamême forme que chez les autres espèces du genre ; la poche à air mesure 0 mm. 7 de long et est portée sur un col assez long (de0 mm. 7) ; elle est tapissée par une épaisse masse uniforme de chitine spongieuse, traversée par des travées de chitine plus épaisses, mais qui ne se sont pas différenciées en piliers.

Fig. 14. — Plaque stigmatique postérieure de la larve au troisième stade de *gyrostigma conjugenes* Enderlein (d'après Enderlein).

Imago inconnu.

3. **Gyrostigma meruensis** (Y. Sjöstedt) (larve et imago ♀)

Syn. : *Spathicera meruensis* Y. Sjöstedt (larve et imago ♀). *Wiss. Ergebn. Schwed. Zool. Exped. Kilimandjaro* (1905-1906), II, Abth. 10, 2, 1908, p. 12, Tab fig. 1-2. — E. Bau, *Centralbl. f. Bacter. Parasitenk.*, XLVIII, 1909, Orig. p. 164.

Gyrostigma rhinocerontis bicornis Enderlein, *Arch. f. Naturg.*, LXVII, Bein , 1901, p. 28, Tab. I, fig. 6.

Gyrostigma meruensis Enderlein, *Stett. entom. Zeitg.*, LXXII, 1911, p. 142.

Afrique orientale : entre le Kilimandjaro et le Meru (Sjöstedt). Afrique orientale allemande (Enderlein, d'après Sjöstedt). Nous avons pu examiner une mouche ♀ de cette espèce capturée en Abyssinie (près du lac Rodolphe) par Latham (Muséum de Paris).

Larves dans l'estomac de *Rhinoceros (Diceros) bicornis* L.

Imago ♀. — Corps noir. Tête avec les antennes et les palpes, extrémité postérieure de l'abdomen (à partir du sixième anneau) avec la tarière, une bande médiane longitudinale sur le dos du thorax occupant un cinquième de la largeur du dorsulum et le tiers de la largeur du scutellum, les pattes à l'exception des griffes, d'un roux fauve. Ailes uniformément noires enfumées, avec quelques taches plus claires, notamment à travers la nervure transverse postérieure et dans la base de l'aile. Cuillerons enfumés, noirs, à longs poils noirs ; balanciers faiblement enfumés. Nervures des ailes d'un brun noir passant au brun roux dans la base de l'aile, la costale brune.

Tête volumineuse, mais guère renflée, à front peu proéminent. De profil, la tête est nettement aplatie d'avant en arrière, presque deux fois plus haute que longue ; le vertex est aplati entre les yeux, non saillant au-dessus de l'angle supérieur de l'œil ; face en dessous de l'œil très allongée, aussi longue que la moitié du grand diamètre oculaire. — De face, le contour de la tête est largement ovale, un peu plus haut que large ; largement aplati et presque droit au vertex, nettement rétréci vers le bas et obtusément tronqué à l'orifice buccal. — Vue de dessus, la tête est semi-circulaire, un peu plus large que le dorsulum en avant, une fois et demie aussi large que longue, à front proéminent. — Yeux nus, grands, à contour elliptique, environ deux fois aussi hauts que larges, à orbites internes nettement convergentes des joues au vertex. Tempes étroites, mais bien développées, à bords parallèles. Nuque verticale, peu concave. — Front très large, le plus étroit au vertex où il mesure un peu plus du tiers, mais moins de la moitié de la largeur totale de la tête vue de face ; bande médiane longitudinale (frontalias) mate, couverte de gros plis irréguliers, à poils épars roux ; cette bande est très développée, occupant la majeure partie du vertex, et ses bords sont légèrement convergents vers le ptilidium au niveau duquel elle s'étend encore sur la moitié de la largeur totale du front. Champ ocellaire très étendu au vertex, en forme de triangle isocèle régulier dont le sommet atteint en avant le milieu du front, mat, à poils rares, avec une tache noire mal délimitée au centre et une très faible dépression en arrière du milieu, sans traces d'ocelles. Parafrontalia lisses, luisants et glabres, très étroits à l'angle supéro-interne de l'œil. Joues étroites, ne mesurant qu'un cinquième de la largeur du péristome, lisses, luisantes. Lunule du ptilidium petite, triangulaire, environ aussi large que longue, son bord supérieur en arc de cercle peu convexe, sa pointe inférieure séparant étroitement les antennes, sa surface plane. Mediania (entre les joues et le péritosme) larges, fortement et irrégulièrement ridés, à nombreux et longs poils roux luisants ; péristome large, profondément échancré autour des pièces buccales. En dessous de la lunule, la face se creuse en une cupule antennaire très large, mais peu profonde, qui descend aussi bas que le bord inférieur de l'œil et est divisée par une faible carène longitudinale en deux légères dépressions renfermant chacune une antenne.

Les bords latéraux de la cupule antennaire forment des arêtes nasales larges et déprimées, nues, qui se continuent jusqu'à l'épistome ; arête faciale large et plane au-dessus de l'épistome. — Antennes grandes ; premier article aplati, environ trois fois aussi large que long ; deuxième article très grand, cupuliforme, profondément fendu jusque près de la base et largement échancré-ouvert sur les côtés ; la pièce antérieure est large, en forme d'écaille aplatie triangulaire, à bord antérieur sinueux et prolongé au bout interne en un court lobe arrondi ; la pièce postérieure est longue, étroite,

digitiforme, placée du côté externe, à bords parallèles, à pointe arrondie dépassant la pièce antérieure et recourbée en avant ; les deux pièces portent de nombreux et longs poils roux, qui sont plus rigides et sétiformes vers la pointe ; troisième article caché complètement dans la cupule du deuxième, non ou guère visible de devant, allongé ovale, mou, ridé, et pourvu vers le milieu de son bord externe d'un très long chète antennaire flagelliforme étalé vers les côtés de la tête et renflée à la base en une courte pièce basale. Palpes petits, subglobuleux.

Thorax robuste, cylindrique, aussi haut que long ; dorsulum faiblement bombé, sensiblement carré, à callus huméraux guère proéminents ; callus notopleural et postalaire indistincts. Suture transverse médiane faiblement indiquée sur les côtés, complètement effacée au milieu. Tégument du thorax mat, sans grosse sculpture, à pilosité abondante et longue, noire, sauf sur la bande médiane où elle est rousse. Scutellum allongé, presque aussi long que large. Pas de traces de marcrochètes.

Abdomen très allongé, environ deux fois et demie aussi long que large au deuxième segment, légèrement déprimé vers le milieu de la face dorsale ; de profil l'abdomen est bombé-convexe vers le milieu de sa longueur, fortement courbé vers la face ventrale en arrière. Le premier tergite véritable, très court et rétréci, est séparé du deuxième par une suture transversale complète ; les trois tergites suivants ont sensiblement la même longueur ; leurs bords latéraux sont presque parallèles ; ils sont plus de deux fois aussi larges que longs, le deuxième tergite étant un peu plus large que les suivants ; cinquième tergite plus allongé et nettement rétréci vers l'arrière, environ une fois et demie aussi large que long ; sixième tergite plus court, rétréci vers l'arrière, environ deux fois aussi large que long. A la face ventrale, le premier sternite a la forme d'une large écaille transversale ; les sternites deux à six sont étroits, en forme de plaques rhombiques ou rectangulaires allongées médianes, environ trois fois aussi longues que larges et entourées par une membrane ventrale très développée.

Les anneaux sept et huit et la tarière terminale sont conformés comme chez *G. Pavesii* ♀ (v. plus loin p. 451). Pilosité noire sur les six premiers segments, courte et rare à la face dorsale, beaucoup plus longue et fournie à la face ventrale ; les deux derniers anneaux, ainsi que les valves de la tarière, portent des brosses de longs poils dressés d'un roux fauve. Téguments des tergites peu luisants, sauf aux bords et sur la ligne médiane, à ponctuation clairsemée et très fine, avec une faible striation transversale, plus prononcée sur les flancs.

Pattes longues et robustes, les fémurs graduellement, mais distinctement renflés vers la base ; pilosité très courte et rousse, sauf sur les hanches où elle est beaucoup plus fournie et noire.

Ailes longues et relativement étroites, trois à trois fois et demie aussi longue que larges ; la nervation alaire ne différant guère de celle de *G. Pavesii*.

Longueur : 25 mm. Aile : 21 mm. de long sur 6 mm. de large.

♂ inconnu.

Larves au troisième stade (d'après Sjöstedt). — Elles mesurent 30 à 40 mm. de long sur 10 à 12 mm. de largeur maximum. La coloration foncière est d'un jaune corné pâle ou d'un blanc jaunâtre sale ; mais ces larves présentent de nombreuses taches

et flammes d'un brun noirâtre, particulièrement prononcées chez les individus les plus âgés, et qui sont, d'après Sjöstedt, caractéristiques pour cette espèce ; ces taches foncées deviennent plus marquées vers la partie postérieure du corps, dont les trois derniers segments sont souvent complètement d'un brun noir, avec quelques petites taches pâles, comme si l'épiderme foncé s'était détaché par minces lambeaux irréguliers (Peut-être ces taches n'existent-elles pas chez des larves très jeunes). Les ceintures épineuses comportent trois rangées sur les anneaux deux à huit ou neuf, et deux rangées sur les anneaux neuf et dix. — Les épines de la rangée antérieure de chaque ceinture sont les plus grosses, mesurant environ 0,7 à 0,8 mm. de long ; elles ne sont pas serrées les unes contre les autres, mais écartées à la base d'environ leur largeur. — Les bourrelets intermédiaires latéraux portent un nombre variable d'épines : le premier, de trois à cinq (ordinairement quatre ou cinq) ; le deuxième, de deux à six (ordinairement quatre ou cinq) ; le troisième, de un à cinq (ordinairement quatre) ; le quatrième, de zéro à quatre (ordinairement deux ou trois) ; le cinquième est toujours inerme.

Les plaques stigmatiques postérieures ne diffèrent guère comme structure de celles de *G. Pavesii* (Corti) : les péritrèmes sont de même très fortement sinueux, plusieurs fois courbés en S.

Pupe. — Elle est complètement noire, mesurant 27 à 29 mm. de long, sur 11 à 12 mm. de plus grande largeur. Lors de l'éclosion, le tonnelet s'ouvre par un opercule antérieur qui embrasse la portion dorsale des quatre premiers segments. Les antennes (? Sjöstedt veut probablement désigner par ce mot les stigmates antérieurs saillants) sont insérées sur la partie de la coque qui se détache.

Les larves s'enfoncèrent dans le sol le 4 mars et la mouche unique obtenue parut le 24 avril. D'après Sjöstedt la transformation de la larve en pupe dure 8 jours ; la durée de la nymphose serait alors de 6 semaines environ.

4. **Gyrostigma Pavesii** (Corti) (larve et imago ♀ ♂).

Syn. *Spathicera Pavesii* E. Corti (imago ♀), *Ann. Mus. Civ. Genova*, ser. 2, XV, 1895, p. 145. — Brauer, *Sitz. Ber. K. Ak. Wiss. Wien, math. naturw. Cl.*, CIV, Abth. 1, 1895, p. 582, Tab. fig. 1-7. — E. Bau, *Genera Insect. Œstrin.*, 1906, p. 10, Tab. I, fig. 8. — Y. Sjöstedt, *Wiss. Ergebn. Schwed. Zool. Exped. Kilimandjaro* (1905-1906), II, Abth. 10, 2, 1908, p.

Gyrostigma Pavesii Enderlein, *Stett. entom. Zeitg.*, LXXII, 1911, p. 144. — J. Bequaert (larve au 2e stade), *Bull. American Mus. Nat. Hist.*, XXXV, 1916, p. 383.

Gyrostigma rhinocerontis bicornis Brauer (larve), *Denkschr. K. Ak. Wiss. Wien, math. naturw. Cl.*, LXIV, 1897, p. 261, Tab., fig. 19. — Enderlein, *Sitz. Ber. K. Ak. Wiss. Wien, math. naturw. Cl.*, CVIII, Abth. 1, 1899, p. 235-303, Tab. I, fig. 5; Tab. II, fig. 18-19; Tab. III, fig. 35-38. *Arch. f. Naturgesch.*, LXVII, Beiheft, 1901, Tab. I, fig. 3-5 et 7-8. *Stett. entom. Zeitg.*, LXXII, 1911, p. 142. — E. Bau, *Genera Insect. Œstrin.*, 1906, p. 10, Tab. I, fig. 7.

Spathicera rhinocerontis bicornis Y. Sjöstedt (larve), *Wiss. Ergebn. Schwed. Zool. Exped. Kilimandjaro* (1905-1906), II, Abth. 10, 2, 1908, p. 15 Tab. I, fig. 15-16.

Spathicera sp. J. Rodhain, *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, 1915, p. 275.

Larves dans l'estomac des Rhinocéros africains : *Rhinoceros* (*Diceros*) *bicornis* L. et *Rhinoceros* (*Ceratotherium*) *simus cottoni* Lyd.

L'espèce a été rencontrée en Afrique à peu près partout où existe son hôte : Caffrérie (larves recueillies par Wahlberg ; — d'après Sjöstedt), Afrique orientale allemande (larves ; — Brauer), Pays des Galla (vers 6° lat. N. et 40° long. E. ; mouche adulte ; — Corti). Nous avons pu étudier des matériaux du Congo boréo-oriental (larves et mouches obtenues d'éclosion et provenant de *Rhinoceros simus cottoni* de la région au Nord de la rivière Ouellé, entre le 28e méridien et le Nil. — J. Rodhain. Nombreuses larves de Faradje. — Mission Lang et Chapin). — Nous avons aussi vu des larves de la même espèce provenant du Haut-Chari (Fort Archambault ; — larves recueillies par le Docteur Jamot et faisant partie des collections de l'Institut Pasteur de Paris).

De nombreuses larves furent recueillies dans l'estomac d'un Rhinocéros tué par la Mission Lang et Chapin au début de février, soit en pleine saison sèche [1]. Certaines d'entre elles étaient

[1] Dans cette région de savanes, au Nord-Est de l'Ouellé, la saison sèche, très prononcée, va de décembre à avril.

adultes ou presque adultes, mais d'autres se trouvaient encore au deuxième stade. Dans les Rhinocéros tués au début de la saison des pluies (mai), l'un de nous n'a plus trouvé que des larves au troisième stade. Ceci ferait supposer que dans la nature les mouches adultes éclosent seulement pendant une certaine période de l'année, probablement durant la dernière moitié de la saison sèche. Mais ce n'est là qu'une hypothèse, qu'il importera de vérifier par des observations ultérieures faites sur place.

Nous avons vu dans le matériel recueilli par la Mission Lang et Chapin et faisant partie des collections du Musée de New York, quelques larves fixées sur d'autres parasites du tube digestif des Rhinocéros, entre autres sur des scolex de Téniides. Suivant l'explication verbale donnée par M. Lang, cette fixation est artificielle. Elle s'est produite après que les parasites ont été enlevés de l'estomac et placés dans le liquide conservateur. Dans l'estomac des Rhinocéros, les larves de *Gyrostigma* sont toujours attachées aux parois. La preuve qu'il en est bien ainsi est fournie par le fait que les larves des collections se rencontrent parfois fixées sur des vers vivant dans l'intestin. M. Lang a aussi observé comment les larves de *Gyrostigma*, placées sur la main, peuvent attaquer la peau humaine au moyen de leurs puissants crochets buccaux et produire ainsi une douleur très sensible.

Imago ♀ ♂. — Corps noir. Tête avec les antennes et les palpes, extrémité postérieure de l'abdomen avec la tarière et l'hypopyge, une large bande médiane longitudinale sur le dos du thorax occupant près du tiers de la largeur du dorsulum et la presque totalité du scutellum, les pattes à l'exception des griffes, d'un roux fauve ; en outre les callus huméraux et les sternites du thorax sont plus ou moins teintés de roux et la partie inférieure des tempes avec les joues est souvent d'un brun noir. Ailes noires enfumées, avec quelques taches moins foncées qui paraissent plus rares que chez *G. meruensis*. Cuillerons enfumés, noirs, à longs poils noirs ; balanciers d'un jaune brunâtre sale. Nervures des ailes d'un brun noir, d'un roux fauve dans la base de l'aile, la costale entièrement fauve.

♀. Tête volumineuse, guère renflée, à front peu proéminent. De profil, la tête est nettement aplatie d'avant en arrière, deux fois plus haute que longue ; le vertex est aplati entre les yeux, faiblement saillant au-dessus de l'angle supérieur de l'œil ; face en dessous de l'œil très allongée, atteignant la moitié du grand diamètre oculaire. — De face, le contour de la tête est largement ovale, aussi haut que large, presque droit au vertex, rétréci vers le bas et obtusément tronqué au péristome. — Vue de dessus, la tête est semi-circulaire, un peu plus large que le dorsulum en avant, près de deux

fois aussi large que longue, à front faiblement proéminent. — Yeux nus, grands, à contour elliptique, environ deux fois aussi hauts que larges, à orbites internes faiblement convergentes des joues au vertex. Tempes étroites, mais bien développées, à bords parallèles. — Front très large, le plus étroit au vertex, où il mesure environ la moitié de la largeur totale de la tête vue de face; bande médiane longitudinale (mediania) bien développée, mais plus étroite que chez *G. meruensis*, à bords presque parallèles, n'occupant pas au ptilidium de la largeur du front (un peu plus du tiers). Champ ocellaire beaucoup plus étendu que chez *G. meruensis*, en forme de pentagone allongé, à angles basaux et latéraux arrondis, à sommet étiré en une pointe qui descend très loin sur le front et atteint presque le ptilidium; il est d'un brun roux à peu près uniforme et présente au vertex une profonde et large dépression longitudinale; pas de traces d'ocelles. Frontalia mats, couverts de gros plis irréguliers, à nombreux poils épars roux; champ ocellaire mat, presque glabre, sauf en arrière du vertex. Parafrontalia luisants et glabres, beaucoup plus larges que chez *G. meruensis;* à l'angle supéro-interne de l'œil ils ont presque la largeur des frontalia. Joues étroites, lisses et luisantes. Lunule du ptilidium, mediania et péristome comme chez *G. meruensis*. Cupule antennaire très large, mais peu profonde, divisée par une faible carène longitudinale en deux légères dépressions dans chacune desquelles repose une antenne; les arêtes nasales larges, déprimées, nues. Antennes volumineuses; leur premier article très court, aplati, légèrement échancré au sommet, plus de trois fois aussi large que long; le deuxième article très grand, cupuliforme, fendu sur les côtés comme chez *G. meruensis*, les deux lobes ainsi formés ayant la même forme que chez cette dernière espèce; troisième article complètement caché dans le deuxième, non visible de devant, mou, ridé, à long chète antennaire renflé vers la base. Palpes petits, elliptiques.

Thorax robuste, aussi haut que long vu de profil, plus long que large vu de dessus. Dorsulum sensiblement carré, à callus huméraux faiblement saillants. Téguments mats, sans grosse sculpture, à pilosité longue et abondante; noire, sauf sur la bande claire médiane et les callus huméraux où elle est d'un roux fauve. Pas de macrochètes.

Abdomen allongé, environ deux fois aussi long que large au deuxième segment, déprimé dorso-ventralement, ce qui est surtout net vers le milieu de la face dorsale. L'abdomen est recourbé vers la face ventrale à son extrémité postérieure. Premier tergite court, nettement plus étroit que le deuxième, séparé du deuxième par une suture transversale complète un peu sinueuse sur la ligne médiane. Les trois tergites suivants ont sensiblement la même longueur, le deuxième est le plus large; le cinquième tergite beaucoup plus long que les précédents; sixième tergite à peu près de la longueur du deuxième. En arrière du deuxième segment l'abdomen est graduellement rétréci vers l'extrémité postérieure qui se termine par la tarière très effilée. Les sternites, à la face ventrale, ont la même structure que chez *G. meruensis*.

La tarière (ovipositor) a en principe la même constitution que chez *Gasterophilus*, mais elle est relativement plus courte et peu extensible. L'anneau basal (ou septième de l'abdomen) est volumineux; il paraît constitué par une pièce annulaire unique, le tergite et sternite étant fusionnés; il est surtout développé à la face ventrale où il forme une forte saillie renflée. L'anneau suivant (huitième) est beaucoup plus court et peu visible; à la face dorsale il est divisé en deux pièces triangulaires par un

sillon médian. Sur le huitième anneau sont insérées les valves droites, parallèles, courtes de l'ovipositor : la valve dorsale est étroite et se compose de deux tiges accolées sur la ligne médiane ; la valve ventrale est beaucoup plus large, comprimée et caréniforme vers le bas, un peu évasée et cupuliforme vers le haut ; sur les côtés la partie comprimée est séparée de la partie évasée par un profond sillon ; cette valve ventrale paraît aussi constituée par deux pièces étroitement accolées sur la ligne médiane.

Téguments des tergites faiblement luisants, avec une faible striation transversale espacée. Pilosité noire, très faible et courte sur le dos, plus dense et longue à la face ventrale. Les anneaux terminaux de l'abdomen et les valves de la tarière portent des brosses de longs poils dressés d'un roux fauve.

Pattes comme chez *G. meruensis*, remarquablement longues et robustes.

Ailes relativement plus courtes et plus larges que chez *G. meruensis*, environ trois fois aussi longues que larges. Nervation alaire analogue à celle de *Gasterophilus hæmorrhoidalis* L. La nervure costale se continue un peu au delà de la terminaison de la troisième nervure longitudinale pour s'arrêter à la pointe même de l'aile. Les deuxième et troisième nervures longitudinales s'avancent aussi très loin vers l'apex de l'aile ; elles sont sensiblement parallèles et convexes vers le bord antérieur au delà de la nervure transverse médiane. Quatrième et cinquième nervures longitudinales s'arrêtant nettement avant le bord postérieur de l'aile. Sixième nervure longitudinale (anale) se terminant comme les deux précédentes. Nervure transverse médiane longue, fortement coudée-oblique, placée un peu en avant du milieu de la longueur de l'aile. Nervure transverse marginale très bien développée, très longue, légèrement oblique, placée bien au delà de l'extrémité de la nervure transverse médiane (éloignée de plus de la longueur de cette dernière). Cellule discoïdale très grande, fortement élargie vers l'apex de l'aile, beaucoup plus de deux fois aussi large à l'extrémité qu'à la base.

Longueur : 34 mm. Aile : 29 mm. de long sur 10 mm. de large.

♂. Très semblable à la ♀. La tête a la même forme, le front n'étant guère moins large que chez la ♀. L'abdomen est plus fortement recourbé vers la face ventrale dans son tiers postérieur que chez la ♀. Les tergites deux à cinq ont à peu près la même longueur. Le sixième est plus court et déjà presque vertical. Le septième n'est développé qu'à la face dorsale et porte l'hypopygium.

Les matériaux à ma disposition ne permettent pas une étude complète de l'hypopygium ; ce dernier est bien développé, replié sous la face ventrale, où il forme une bosse saillante nette. Le développement relatif des diverses pièces qui le composent paraît assez différent de ce qui s'observe chez les *Gasterophilus* (1), mais l'ensemble est bâti sur le même type. Le forceps supérieur est fortement poilu, relativement grand et fendu profondément sur la ligne médiane en deux larges et épaisses pièces triangulaires (on pourrait aussi bien les considérer comme deux forcipes superiores). Les deux paralobes (forcipes inferiores), glabres et luisants, épaissis, spatuliformes, sont placés à la face ventrale sur les côtés du forceps supérieur, et viennent se toucher sur la ligne médiane. Fulcrum penis invisible. L'ensemble de

(1) Comparez la description de l'hypopygium de *Gasterophilus equi* Clark, chez J. Schnabl et H. Dziedzicki, *Nov. Acta Ac. Leop. Car. Halle*, XCV, n° 2, 1911, p. 18, Tab. XXIV, fig. 647 et 648.

l'hypopygium occupe à la face ventrale une large échancrure en arc de cercle du cinquième sternite.

Longueur : 30 mm.

Description faite d'après 1 ♀ et 1 ♂ obtenus d'éclosion de larves recueillies chez *Rhinoceros simus cottoni* dans l'Ouellé.

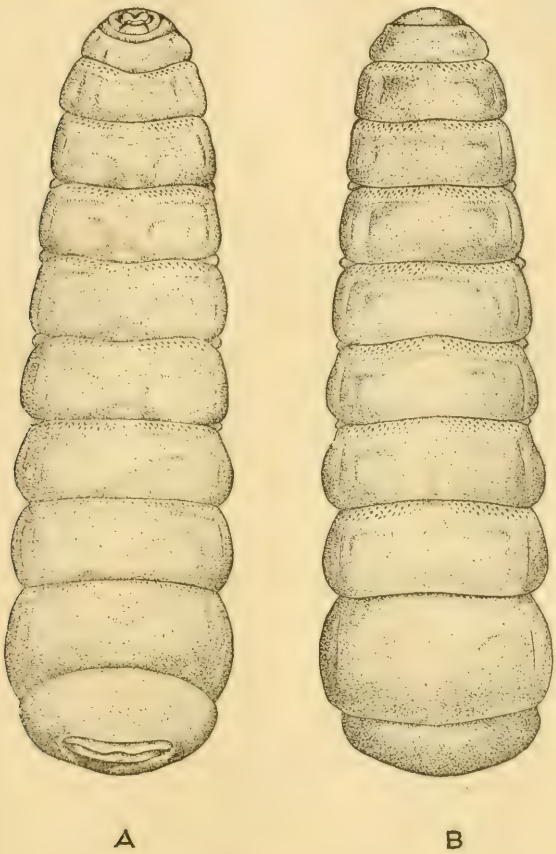


Fig. 15. — Larve au deuxième stade de *Gyrostigma pavesii* Corti. × 5. A. face ventrale. B. face dorsale.

Larves au deuxième stade (fig. 15). — L'un de nous (J. Bequaert, 1916) a pu dernièrement décrire ce stade sur des larves recueillies au Congo par la Mission Lang et Chapin du Musée de New-York. Ces larves se différencient à première vue des parasites au troisième stade, par la structure de leurs pla-

ques stigmatiques postérieures qui ne montrent chacune que deux péritrèmes faiblement sinués.

Certaines de ces larves atteignent 20 mm. de long sur une plus grande largeur de 6 mm. ; d'autres sont d'une taille beaucoup inférieure, ne dépassant pas 10,5 mm. de longueur sur 3 mm. de large. Leur aspect général est quelque peu différent de celui des larves ayant atteint leur croissance complète. Elles sont plus allongées et plus vermiculaires, trois à trois fois et demie aussi longues que larges. Leur plus grande largeur n'est pas située vers le milieu du corps, mais est plutôt reportée vers l'extrémité postérieure, à la hauteur de l'onzième segment ; en avant de ce segment le corps se rétrécit graduellement vers l'extrémité céphalique qui est légèrement plus étroite qu'au troisième stade. Ces larves sont très faiblement aplaties dorso-ventralement, souvent presque cylindriques, surtout dans leur moitié postérieure.

Les douze segments sont très distinctement séparés l'un de l'autre et leur longueur relative s'accroît du premier à l'onzième ; ce dernier segment est très bien développé, en particulier à la face dorsale. Le douzième segment est beaucoup plus court que l'onzième et un peu plus développé à la face ventrale qu'à la face dorsale.

A la face ventrale on trouve quelquefois des traces de champs intermédiaires médians entre les segments cinq et huit ; et il y a même de larges protubérances transversales de part et d'autre de la ligne médiane, servant peut-être de pseudopodes ambulatoires. Sur les flancs, les bourrelets longitudinaux superposés et les bourrelets intermédiaires latéraux offrent la même disposition qu'au troisième stade.

La cavité de la face postérieure du segment anal (douzième) est en général plus profonde et fermée par des lèvres mieux développées que ce n'est le cas chez la larve adulte, de sorte que les petites plaques stigmatiques ne sont pas d'ordinaire visibles du dehors. Toutefois, chacune des lèvres anales porte quatre papilles superficielles, comme au troisième stade.

Le segment céphalique (premier) est pourvu de deux bourrelets antennaires contractés à la base, très larges et aplatis au sommet, relativement plus rapprochés de la ligne médiane qu'au troisième stade. Chacun de ces bourrelets montre deux taches

ocellaires très pâles, parfois presque invisibles ; nous n'avons pas réussi à découvrir un anneau chitineux basal. Il y a deux paires de crochets buccaux, qui ont pratiquement la même forme et la même disposition que chez la larve adulte. Ceux de la paire externe ont la forme de griffes et sont d'un brun foncé ; leurs bases renferment ceux de la paire interne qui sont plus courts, souvent rétractés, en forme de stylets coniques, de couleur brun pâle.

Les larves sont amphipneustiques : Les stigmates antérieurs ont la même structure qu'au troisième stade. Leur ouverture

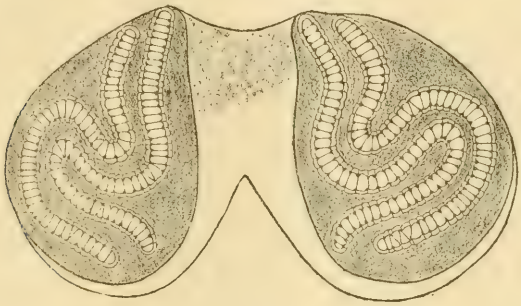


Fig. 16. — Flaque stigmatique postérieure de la larve au deuxième stade de *gyrostigma pavesii* Corti : × 50.

externe est placée sur les flancs dans le pli qui sépare le deuxième du troisième segment, mais elle est très petite et difficile à découvrir. Les plaques stigmatiques postérieures (fig. 16) sont petites, mesurant environ 0 mm. 8 de long sur 0 mm. 52 de plus grande largeur, et elles occupent seulement une faible partie de la face postérieure du douzième segment. Elles sont orientées comme chez la larve adulte mais leur forme est quelque peu différente : elles sont ovales, beaucoup élargies vers le tiers ventral et leur bord interne est seulement très peu émarginé vers le tiers dorsal ; à ce niveau on voit entre les deux plaques la cicatrice de l'orifice stigmatique postérieur du premier stade.

Chacune de ces plaques stigmatiques postérieures offre deux péritrèmes sinués en forme d'une S irrégulière simple, montrant seulement deux angles courbes nets. Le parcours de ces péritrèmes rappelle ce qui s'observe chez la larve au troisième stade

de *Gyrostigma sumatrensis* Brauer [1]. Chaque péritrème peut atteindre une longueur d'environ 1 mm. 12 et présente à sa face externe une série de travées chitineuses transversales, au nombre de soixante à soixante cinq, éloignées l'une de l'autre d'environ 0 mm. 018. Chacune de ces travées correspond à un crampon de soutien interne.

Spinulation. — Les épines ont une apparence particulière : elles sont à peine visibles, à peu près incolores, seules les pointes un peu brunâtres; elles sont très petites, relativement nombreuses et rapprochées. Le premier segment (protocéphalon) porte une ceinture complète d'épines minuscules recouvrant le bourrelet labial inférieur et s'étendant même en arrière des antennes. Le second (postcéphalon) est inerme. Les segments trois à neuf sont pourvus à leur bord antérieur d'une ceinture continue d'épines, très rapprochées et placées sur trois ou quatre rangées, de façon à recouvrir à peu près le quart antérieur des segments; les épines de la rangée antérieure sont un peu plus fortes que les autres. Sur le dixième segment, la ceinture épineuse est continue à la face ventrale et faiblement interrompue le long de la ligne médiane à la face dorsale. L'onzième segment paraît être inerme à la face dorsale; il porte à la face ventrale une ou deux faibles rangées latérales d'épines. Le douzième segment est inerme. Les bourrelets latéraux intermédiaires entre les segments cinq à neuf sont aussi armés de trois ou quatre très petites épines; le bourrelet situé entre les neuvième et dixième segments est inerme.

En arrière des ceintures épineuses, on voit souvent, à la face dorsale et ventrale de chaque segment, une série transversale de taches brunâtres minuscules allongées; chez certaines larves elles sont bien visibles à l'œil nu et simulent alors quelque peu des épines. Ces taches paraissent être sous-épidermiques et elles ne sont d'ailleurs pas toujours très distinctes. Leur signification nous est inconnue, mais il se pourrait qu'elles correspondent à des terminaisons nerveuses.

Larves au troisième stade (pl. III, fig. 2). — Les plus grandes que nous ayons examinées mesuraient 35 millimètres de long sur 15 millimètres de plus grande largeur; elles paraissaient

[1] D'après les figures données par Brauer et par Enderlein, cette espèce nous étant inconnue en nature.

complètement adultes mais étaient assez fortement contractées ; les plus petites que nous rapportons encore à ce stade à cause de la présence de 3 péritrèmes dans chaque plaque stigmatique, avaient 15 millimètres sur 6 millimètres. Contour en ovale très allongé, l'extrémité antérieure graduellement rétrécie en un large demi-cercle à partir du cinquième anneau ; les anneaux six à douze sensiblement de même largeur ; le douzième anneau à peu près tronqué en ligne droite au bord postérieur. Les anneaux antérieurs augmentent graduellement de longueur du troisième au cinquième ; les suivants sont environ égaux en longueur jusqu'au dixième ; l'onzième est nettement plus long à la face dorsale qu'à la face ventrale, où il est largement échancré au bord postérieur ; par contre le douzième est plus court sur le dos que sur le ventre et sa portion dorsale est plus saillante vers l'arrière de profil. Larves légèrement déprimées dorso-ventralement, à peu près également convexes sur les deux faces, à coupe transversale elliptique.

On peut distinguer douze anneaux, les deux segments du pseudocéphalon étant nettement séparés. Il n'existe pas de champs intermédiaires dorsaux ou ventraux. Sur les flancs, chacun des anneaux trois à sept présente de chaque côté trois bourrelets latéraux superposés limités par des sillons longitudinaux ; les anneaux huit à onze n'en possèdent plus que deux de chaque côté, le bourrelet supérieur ayant disparu. On trouve en outre sur les flancs des bourrelets intermédiaires fusiformes transversaux, au nombre de quatre, très bien développés et épineux entre les anneaux cinq à neuf ; ainsi qu'un cinquième bourrelet, toujours inerme, entre les segments neuf et dix, mais ce dernier bourrelet est caché par la rétraction des anneaux.

Pseudo-céphalon (segments un et deux) (fig. 17) incliné vers la face ventrale, mais encore largement visible du dos, sa portion ventrale aussi développée que la dorsale. Le premier segment (protocéphalon) court, portant les antennes et les deux paires de crochets buccaux, pourvu de très nombreuses petites épines, en plusieurs rangées serrées, qui couvrent le bourrelet labial inférieur et remontent à côté et au-dessus des antennes de façon à former une ceinture complète. Crochets buccaux de la paire externe d'un brun noir, très vigoureux, courbés en griffes vers le bas et vers l'extérieur ; crochets internes très

courts et souvent rétractés complètement dans la cavité buccale, en forme de stylets à large base incolore, à pointe foncée courte et brusquement rétrécie. Bourrelets antennaires étranglés à la base, placés au-dessus des crochets externes, largement écartés l'un de l'autre et divergents vers la face dorsale ; chacun d'entre eux porte à la base un anneau de chitine incomplet renfermant deux points ocellaires. Le deuxième segment (postcéphalon) inerme, sa surface dorsale coupée par quatre sillons longitudinaux, dont les deux latéraux sont plus prononcés, les deux médians très superficiels.

Segment anal (douzième) inerme à la face dorsale et ventrale, largement tronqué au bout, sa face postérieure elliptique, verticale ou inclinée vers la face ventrale ; cette face postérieure, qui porte les plaques stigmatiques, est limitée tout autour par un

Fig. 17. — Segment céphalique de la larve au troisième stade de *Gyrostigma pavesii* Corti.

Fig. 18. — Plaque stigmatique postérieure de la larve au troisième stade de *Gyrostigma pavesii* Corti (d'après Enderlein). × 10.

gros repli stigmatique externe, très saillant et non divisé en lèvres ; plus à l'intérieur se trouve le repli stigmatique interne, nettement divisé en deux lèvres qui peuvent se refermer l'une contre l'autre et recouvrent alors presque complètement les plaques stigmatiques ; la lèvre dorsale est la moins développée et porte quatre papilles légèrement saillantes, placées à égale distance l'une de l'autre ; en outre la face ventrale de cette lèvre est uniformément et finement rugueuse par de nombreuses petites épines incolores ; la lèvre ventrale est inerme ; elle porte

aussi quatre papilles, un peu plus prononcées et dont les deux médianes sont plus rapprochées ; pour le surplus le douzième segment est inerme.

La coloration des téguments est d'un blanc jaunâtre corné, plus ou moins teinté de brun jaunâtre vers l'extrémité postérieure, cette teinte foncée s'effaçant graduellement en avant ; il n'existe jamais de taches foncées nettes.

Larves amphipneustiques : Stigmates antérieurs bien développés, fonctionnels, s'ouvrant à la face dorsale de chaque côté au fond du pli qui sépare le deuxième du troisième segment. L'entonnoir a environ 1 millimètre de long ; la poche à air atteint 1 mm. 5 de long et 0 mm. 6 de diamètre ; sa surface interne est tapissée de nombreuses tiges de chitine cylindriques et renflées en massue effilée à leur extrémité ; ces tiges ont un noyau de chitine solide creusé d'un mince canal central et sont recouvertes densément de minces écailles chitineuses imbriquées. Dans les plaques stigmatiques postérieures (fig. 18), les péritrèmes sont fortement sinueux, plusieurs fois coudés en S, de façon à recouvrir complètement la plaque de leurs multiples méandres ; chaque péritrème atteint ainsi jusqu'à 13 millimètres de long ; le nombre de crampons de soutien internes monte alors à 370 ; ces crampons sont placés à des distances de 0 mm. 035 l'un de l'autre ; ils ne sont pas réunis entre eux par un cordon de chitine et leur branche interne arquée n'est pas épaissie en plaque rhombique au milieu (d'après Enderlein, 1899).

Spinulation. — Sur les larves âgées les épines sont souvent un peu courbées en crochet vers la pointe ; elles sont pâles ou faiblement brunâtres, avec la pointe d'un brun noir souvent nettement limitée vers la base, celle-ci étant moins foncée. Sur chaque segment les épines, en rétroversion, ne se trouvent qu'au bord antérieur et ne couvrent pas plus du tiers de l'anneau ; les épines de la première rangée sont de beaucoup les plus grosses, atteignant jusqu'à 1,65 mm. de long ; elles sont très serrées, se touchant presque par leur base ; la grosse épine antérieure fait défaut sur le milieu des anneaux trois à dix et cette lacune saute immédiatement aux yeux à l'examen des larves.

Nous avons déjà indiqué la spinulation des deux segments céphaliques et du segment anal.

Sur les anneaux trois à onze, on compte en général trois rangées alternantes d'épines, la première seule bien développée ; la troisième est composée de très petites épines et fait même parfois défaut sur les anneaux trois et onze. La spinulation est sensiblement la même à la face dorsale et ventrale et elle se continue sur les flancs pour former des ceintures complètes ; sur les dixième et onzième segments seuls la spinulation est interrompue sur la ligne médiane à la face dorsale, l'onzième ne présentant plus que deux petits groupes latéraux d'épines sur deux rangées incomplètes.

Les bourrelets intermédiaires, entre les anneaux cinq à neuf, portent près de leur bord antérieur une rangée de trois à cinq (ordinairement quatre) fortes épines; le nombre de ces épines diminue d'avant en arrière et le cinquième bourrelet (entre les anneaux neuf et dix) est toujours inerme.

Fig. 19. — Œuf de *Gyrostigma pavesii* Corti, fixé sur la peau d'un Rhinocéros. × 25.

Biologie de la mouche adulte. Ponte. — L'un de nous a publié récemment les observations qu'il a pu faire à ce sujet (J. Rodhain, 1915).

La durée du stade pupal de trois mouches obtenues d'éclosion a été respectivement de 36, 37 et 38 jours. Une ♀ éclose le 23 juin au matin et gardée dans une petite cage, mourut le 24 au soir après avoir pondu 750 œufs qui étaient disposés sans ordre sur les parois de sa prison. L'insecte adulte ♀ paraît donc avoir une existence très éphémère.

L'œuf (fig. 19 et 20) est d'un blanc crémeux, en ellipse très allongée, d'environ 2 mm. de long, sur un peu plus de 0,5 mm. de large ; sa surface, lisse et opaque à l'œil nu, montre sous un fort grossissement une striation transversale fine et régulière. L'extrémité par laquelle l'œuf est fixé est légèrement plus effilée que l'autre et porte un appendice falciforme appliqué contre le support ; l'extrémité opposée libre est obliquement

tronquée sur un des côtés ; le rebord un peu saillant de la paroi de l'œuf y limite un opercule fermé par un clapet ; la troncature est orientée vers le côté opposé à l'appendice falciforme. Par sa forme générale cet œuf rappelle donc celui de *Gasterophilus equi*, qui est aussi finement strié et operculé obliquement au sommet. — La mouche dont nous avons observé la ponte n'ayant pas été fécondée, ses œufs étaient vides d'embryons.

M. Lebrun, administrateur territorial à Aba, eut l'heureuse idée de nous envoyer un tube renfermant une série de petits œufs qu'il avait enlevés de la peau d'un Rhinocéros. Par comparaison avec la ponte observée en captivité, nous avons reconnu que ces œufs étaient ceux de *Gyrostigma* ; M. Lebrun

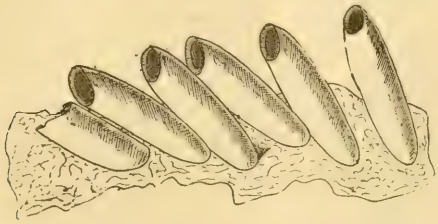


Fig. 20. — OEufs vides de *Gyrostigma pavesii* Corti, fixés sur la peau d'un Rhinocéros. × 10.

adressa ultérieurement à leur sujet les détails suivants qu'il est intéressant de reproduire : « J'ai récolté les œufs que vous soupçonnez être de *Spathicera*, sur la peau même du Rhinocéros, dans la région de la tête, au niveau des oreilles, du cou et de l'épaule. Ces œufs, allongés les uns à côté des autres et en nombre assez considérable (une cinquantaine), étaient fixés verticalement à la peau, dans l'interstice des sillons si nombreux de celle-ci. Leur attache était forte et, pour les enlever, il m'a paru qu'il fallait user de plus d'efforts que pour détacher les Acariens caractéristiques du Rhinocéros. » Nous avons pu revoir la dépouille de l'animal tué par M. Lebrun et y avons trouvé encore adhérents quelques œufs disposés sans ordre au niveau de l'épaule.

Dans certains des œufs recueillis par M. Lebrun sur le Rhinocéros, on pouvait distinguer nettement par transparence une

larve minuscule au premier stade. Une pression légère sur l'œuf permet alors d'assister à la sortie de la jeune larve par l'opercule, le clapet se soulevant du bas vers le haut. La plupart des œufs récoltés sur la peau du Rhinocéros étaient déjà éclos et vides de larves; ils étaient attachés à l'épiderme de l'hôte par l'appendice falciforme du pôle rétréci, l'extrémité tronquée operculée restant libre.

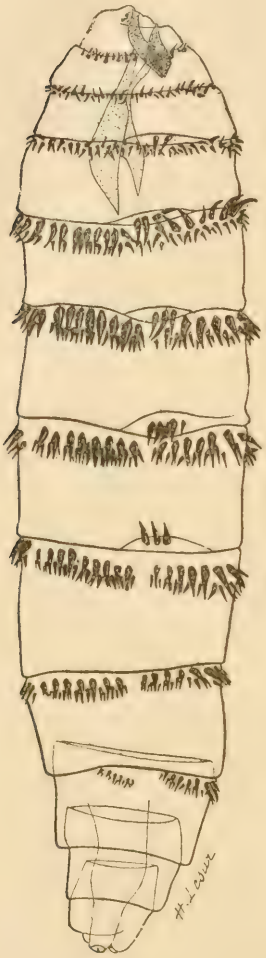


Fig. 21. — Larve au premier stade de *Gyrostigma pavesii* Corti. × 60.

D'après la position de ces œufs et leur forte adhérence, il est éminemment probable que, de même que chez les Gastrophiles du cheval, ce sont les jeunes larves écloses qui sont avalées par les animaux lorsque ceux-ci se lèchent mutuellement ; on peut toutefois supposer qu'en rampant sur la peau, elles puissent arriver à des endroits accessibles à la langue ou aux lèvres de l'animal même sur lequel les œufs ont été fixés

Larve au premier stade (fig. 21). — Elle est beaucoup plus allongée qu'au troisième stade, largement arrondie-obtuse à l'extrémité antérieure, effilée et légèrement tronquée en arrière ; elle mesure au sortir de l'œuf environ 2,1 mm. de long sur 0,5 mm. de plus grande largeur. Les douze segments qui la composent sont très nettement séparés. Elle est pourvue d'une seule paire de crochets buccaux, courts et falciformes.

La spinulation est déjà bien développée : Le premier segment porte quelques faibles épines au-dessus de l'orifice buccal. Les deuxième à neuvième présentent au bord antérieur

une ceinture complète d'épines sur deux rangées, qui sont les plus fortes sur les sixième et septième anneaux ; sur le dixième les rangées sont continues à la face ventrale, très largement interrompues et réduites à des groupes latéraux à la face dorsale. Les anneaux onze et douze sont inermes.

Sur les flancs de la larve on trouve cinq bourrelets intermédiaires bien délimités entre les segments trois à huit, chacun d'entre eux portant deux à cinq fortes épines.

Pupe. — Elle est très volumineuse et analogue à celle de *G. meruensis* Sjöst. Elle mesure 39 mm. de long sur 17 mm. de plus grande largeur ; les stigmates antérieurs sont très saillants à l'extrémité antérieure.

(*Travail du laboratoire de Léopoldville et de l'Institut Pasteur de Paris*).

Index bibliographique relatif aux larves parasites des Eléphants et des Rhinocéros

E. Bau, 1906. — Genera Insectorum. Diptera. Fam. Muscaridæ. Subfam. OEstrinae. Bruxelles, p. 1-31, Tab. I-II.

— 1909. — Die Identität der OEstridengattungen *Gyrostigma* und *Spathicera*. *Centralbl. f. Bact. Paras.*, 1, Abt., XLVIII, Orig., p. 164-167.

J. Bequaert, 1916. — Parasitic Muscid larvæ collected from the African Elephant and the White Rhinoceros by the Congo Expedition. *Bull. American Mus. Nat. Hist.*, XXXV, p. 377-387.

R. Blanchard, 1893. — Contributions à l'étude des Diptères parasites. III. Sur *Cobboldia elephantis* (Steel), larve d'œstride trouvée dans l'estomac d'*Elephas africanus* *Bull. Soc. entom. France*, p. CXXX-CXXXII.

F. Brauer, 1863. — Monographie der OEstriden. Wien, p. 1-292, tab. I-X.

— 1866. — *Pharyngobolus africanus* m. Eine OEstride aus dem Rachen des afrikanischen Elephanten. *Verh. k. k. Zool. bot. Ges. Wien*, XVI, p. 879-884, Tab. XIX.

— 1885. — Entomologische Beiträge *Verh. k. k. Zool. bot. Ges. Wien*, XXXIV (1884), p. 269 271, Tab X.

1887. — Nachträge zur Monographie der OEstriden. II. Zur Characteristik und Verwandtschaft der OEstriden-gruppen im Larven und volkommenen Zustande *Wien. entom. Zeitg.*, VI, p. 4-16.

— 1887. — Nachträge u. s. w. IV. Ueber *Cobboldia elephantis*. *Wien. entom. Zeitg.*, VI, p. 217-223, Tab. III.

— 1892. — Ueber die aus Afrika bekannt gewordenen OEstriden. *Sitz. Ber. math. naturw. Cl. k. Ak. Wiss. Wien*, CI, Abth. I, p. 4-16, Tab. I.

— 1895. — Bemerkungen zu einigen Gattungen der Muscarien und Deutung einiger Originalexamplare. *Sitz. Ber. math. naturw. Cl. k. Ak. Wiss. Wien*, CIV, Abth. 1, p. 582-604, Tab. I.

— 1896. — *Cobboldia elephantis* Cob. *Akad. Anz. k. Ak. Wiss. Wien, math. naturw. Cl.*, No, XVII.

— 1896. — The botfly of the Indian Elephant. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (6), XVIII, p. 275-276.

— 1897. — Beiträge zur Kenntniss ausereuropäischer OEstriden und parasitischer Muscarien. *Denkschr. k. Ak. Wiss. Wien, math. naturw. Cl.*, LXIV, p 259-282, Tab. I.

T. S. Cobbold, 1866. — Catalogue of Entozoa in the Museum of the royal College of Surgeons. London.

— 1881 and 1882. — The parasites of elephants. *Journ. Linn. Soc. London, Zool.*, XV, 1881, p. 333. — *Trans. Linn. Soc. London, Zool.*, (2e sér.), II, pt. 4, 1882, p. 223-258, Tab. XXIII.

E. Corti, 1895. — Esplorazione del Guba. VIII. Ditteri. *Ann. Mus. Civ. Genova* (ser. 2), XV, p. 127-148.

G. Enderlein, 1899. — Die Respirationsorgane der Gastriden. *Sitz. Ber. k Ak. Wiss Wien, math. naturw. Cl.*, CVIII, Abth. 1, p. 235-303. Tab. I-III.

— 1901. — Ueber die Gattung *Gyrostigma* Brauer und *Gyrostigma conjungens* n. sp. nebst Bemerkungen zur Physiologie. *Arch. f. Naturgesch.* Jahrg. LXVII, Beiheft. Festschr. f. v. Martens, p. 23 39, Tab. 1.

— 1911. — Neue Gattungen und Arten aussereuropaischer Fliegen. *Stettin. entom. Zeitg.*, LXXII, p. 135-209.

K. Grünberg, 1906. — Einige Mitteilungen über afrikanische OEstriden. *Sitz. Ber. Ges. Naturf. Fr. Berlin*, p. 37-49.

F. W. Hope, 1839. — On insects and their larvæ occasionally found in the human body. Additional remarks. *Trans. entom. Soc London*, II, pt. 3, p. 256-271, Tab. XXII.

J. Rodhain, 1915. — Note sur la ponte des œstrides des genres *Gyrostigma* et *Cobboldia*. *Bull. Soc Path. exot.*, VIII, p. 275 279.

J. Rodhain et J. Bequaert, 1915. — Sur quelques œstrides du Congo (3e communication préliminaire) *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, p. 765-778.

E. Roubaud, 1914. — Etudes sur la faune parasitaire de l'Afrique occidentale française. 1er fasc. Paris, p 1-251, Tab I-IV.

E. Roubaud et R. Van Saceghem, 1916. — Observations sur quelques insectes et acariens parasites du bétail au Congo belge. *Bull Soc. Path. exot.*, IX, p. 763-767.

Y. Sjöstedt, 1908. — Diptera, OEstridæ. *Wiss. Ergebn. Schwed. Zoolog. Exped. Kilimandjaro, Meru, etc.* (1905 1906), Bd. II, Abth. 10, 2, p. 11-24, Tab.

J. H. Steel, 1878. — *Medical Examiner*, p 886.

B. Wandolleck, 1895. — *Sitz. Ber. Ges. naturf. Fr. Berlin*, p. 169-171.

Table alphabétique des genres et espèces

(*Les synonymes en italiques*)

africanus Brauer.
Bogeria Austen.
Calliphorinæ.
chrysidiformis R. et B.
Cobboldia Brauer.
Cobboldinæ.
conjungens Enderlein.
Cordylobia.
Cuterebra Clark.
Cuterebrinæ.
Cutiterebra Scudder.
Dermatobia Brauen.
elephantis Steel.
elephantis africani Brauer.
Gasterophilus Leach.
Gasterophilinæ.
Gastrophilus Auct.
Gyrostigma Brauer.
Hypoderminæ.
loxodontis Brauer.
meruensis Sjöstedt.
Neocuterebra Grünberg.
pavesii Corti.
Pharyngobolus Brauer.
Pseudogametes Bischof.
rhinocerontis Owen.
rhinocerontis bicornis Brauer.
Rogenhofera Brauer.
Spathicera Corti.
squamosa Grünberg.
Stomachomyia Enderlein.
sumatrensis Brauer.

P.-S. — Au cours de l'impression de notre mémoire, nous avons pu prendre connaissance d'une note publiée par M. L. Gedoelst en Belgique durant l'occupation allemande.

Dans son travail « Notes sur les Œstrides », paru dans la *Revue zoologique africaine*, volume IV, fasc. 2, l'auteur décrit sous le nom de *Cobboldia Roverei* la larve dont nous avons élevé l'adulte que nous avons appelé *Cobboldia Chrysidiformis*, en décembre 1915 (v. ci-dessus, p. 404). Des renseignements personnels que nous a fournis amicalement M. Gedoelst, il résulte que sa note imprimée en avril 1915 n'a pu paraître en réalité que le 1er décembre 1916. D'après les règles de la nomenclature zoologique c'est donc notre appellation qui a la priorité. *Cobboldia Roverei* tombe donc en synonymie avec *Cobboldia Chrysidiformis* Rod. et Beq.

Dans le même travail M. Gedoelst admet la spécificité de la larve décrite par Blanchard, au sujet de laquelle nous avons fait des réserves (p. 397). Il l'appelle *Cobboldia parumspinosa* et compte ainsi quatre espèces de Cobboldia pour lesquelles il établit une diagnose un peu distincte de la nôtre.

Il différencie *Cobboldia Loxodontis* de *Cobb. elephantis* par les particularités des arceaux chitineux des arcades stigmatiques. Ces arcades ont, d'après lui, les arceaux chitineux tous également développés chez *Cobb. Loxodontis*, tandis que chez *Cobb. elephantis*, il y a des arceaux rudimentaires interposés entre des arceaux complets.

Emile MAUPAS

ESSAIS D'HYBRIDATION

CHEZ DES NÉMATODES

Le mémoire que le Bulletin Biologique *publie ci-dessous fait partie d'un lot de papiers d'*Emile Maupas *qui m'ont été confiés en 1913, avec le consentement de l'auteur et dans l'intention qu'ils pussent être utilisés par les travailleurs. Une bonne partie de ces notes est relative à la préparation des mémoires de* Maupas *sur les Infusoires. D'autres se rapportent à des expériences ou observations inédites et, parmi elles, quelques-unes constituent de petits mémoires sous une forme déjà disposée pour la publication.* Maupas *avait cependant conservé ces essais par devers lui, sans doute dans l'intention de les étendre ou d'en préciser certains détails.*

Nous ne croyons pas manquer à sa mémoire en mettant au jour quelques-uns de ces fragments qui ont un caractère documentaire. Maupas *a été un observateur aussi habile que modeste; ses expériences, quand il en a laissé une relation précise, nous paraissent utiles à faire connaître. Elles peuvent servir de point de départ à des recherches nouvelles.*

Tel est le cas des essais d'hybridations sur les Nématodes que l'on trouvera ici et qui sont presque tous postérieurs au mémoire bien connu de l'auteur sur la biologie de ce groupe (Archives de Zoologie Expérimentale, *sér. 3, t. VIII, 1900*). *Il va sans dire que nous avons scrupuleusement respecté le texte. Nous avons cru seulement devoir résumer certains protocoles d'expériences qui faisaient double emploi. Les passages de cette catégorie sont toujours entre crochets et pourraient, au besoin, être consultés dans l'original.* M. Vandel *a bien voulu se charger de mettre le manuscrit au point dans les conditions qui viennent d'être dites.*

Paris, janvier 1919.

M. Caullery,
Laboratoire d'Evolution des êtres organisés.

INTRODUCTION

On a tort de confondre entièrement et sans réserve l'*hybridation* et le *métissage* distingués par les anciens auteurs. La question de l'interfécondation des espèces, races et variétés, est fort complexe, toujours très importante. S'il est bien avéré qu'on trouve des passages entre l'infécondité absolue de certains hybrides et la fécondité indéfinie des métis, il n'en est pas moins certain que les *vrais hybrides féconds* sont extrêmement rares, tandis que la fécondité, quelquefois même avec exubérance, se rencontre chez l'immense majorité des vrais métis.

On a, il est vrai, constaté l'infécondité entre quelques races nettement différenciées, en voie de constituer des espèces distinctes et bien séparées, tout au moins physiologiquement (kyesamechanie d'Eimer).

Par contre, la fécondité indéfinie dans l'autogamie a été reconnue chez les Nématodes hermaphrodites et sera probablement retrouvée chez d'autres animaux quand on la recherchera.

Tous ces faits contradictoires prouvent combien le problème de la fécondation est complexe. Les espèces se sont adaptées à cette fonction de façons très diverses et la fonction elle-même a dû jouer un rôle actif dans leur diversification.

En résumé, ce problème entraîne avec lui tout un côté de la question de l'espèce, des races et des variétés et par conséquent conserve toujours en biologie une importance de premier ordre.

EXPÉRIENCES D'HYBRIDATIONS

Diplogaster minor ♀ × D. E. *(D. theritieri)* ♂.

Alger, 1896. — Le *Diplogaster minor mihi*, par sa conformation générale, ressemble énormément à mon *Diplogaster E.*, trouvé en France et en Hollande. Les seules différences sérieuses sont dans la taille et la sexualité. Afin de bien m'assurer de leur différence spécifique, je fais des essais d'hybridation et isole (11 mars) *26 ♀ hermaphrodites de D. minor*, ayant complètement épuisé leur provision de spermatozoïdes, avec *66 ♂ de*

Diplogaster E. Je me suis assuré que les hermaphrodites avaient épuisé leur stock de sperme, en constatant avec grand soin qu'elles ne pondaient plus que des œufs non fécondés. J'ai conservé ce groupe jusqu'au *18 mars*, date à laquelle toutes les femelles étaient mortes sauf deux ou trois. Pendant ces sept jours, j'ai changé les animaux et renouvelé leur nourriture quotidiennement. J'ai ajouté quelques nouveaux mâles plus jeunes que les premiers. Tous ces mâles ont fait de nombreux efforts pour s'accoupler et j'en ai vu, plusieurs fois, jusqu'à deux enroulés sur une seule femelle. Celles-ci ont continué à pondre des œufs non fécondés, semblables à ceux cités plus haut, *sauf quatre de ces œufs dont sont sortis des jeunes.*

Je refais une seconde expérience similaire. Le *19 mars* j'isole dans les mêmes conditions que ci-dessus 20 ♀ hermaphrodites de *D. minor*, ayant épuisé leur stock de spermatozoïdes, avec 40 ♂ du *D. E.* Je conserve cette culture jusqu'au *29 mars.* Comme dans la première expérience, *quatre œufs fécondés ont donné naissance à quatre jeunes.*

Tous les hybrides obtenus étaient des animaux *stériles.*

Il pouvait subsister des doutes sur l'origine hybride de ces huit individus, et on pouvait supposer, qu'étant issus des derniers œufs fécondés pondus par les mères hermaphrodites, leur état de stérilité provenait de leur ponte tardive. Leur magnifique développement végétatif et leur belle vigueur étaient déjà un argument opposé à cette supposition. Pour mieux encore la détruire, j'ai conservé un bon nombre des derniers œufs pondus par des femelles hermaphrodites. Environ 150 individus sortis de ces œufs sont tous devenus des femelles hermaphrodites protandriques. Quelques-unes de ces femelles étaient chétives et comme étiolées, mais toutes avaient leurs organes générateurs complets et toutes ont pondu des œufs qui se sont développés normalement. Aucune d'elles n'avait le corps mince, effilé, caractéristique de l'atrophie ovarienne des hybrides.

Deux autres séries d'expériences (31 mars au 7 avril, et 22 au 27 avril) ne m'ont donné que des œufs non fécondés, qui ne se sont pas développés.

Les quatre jeunes obtenus dans la première expérience ont été conservés et j'ai pu les élever jusqu'à l'âge adulte. *Un a donné un mâle, les trois autres des femelles.*

Le mâle (fig. *e* et *f*) dans sa conformation générale ressemblait complètement aux mâles du *Diplogaster E.*, les femelles (fig. *a*, *b*, *c* et *d*), à leur mère, c'est-à-dire au *Diplogaster minor*. On remarquait cependant immédiatement une différence d'aspect très sensible ; tous quatre paraissaient plus minces et plus effilés

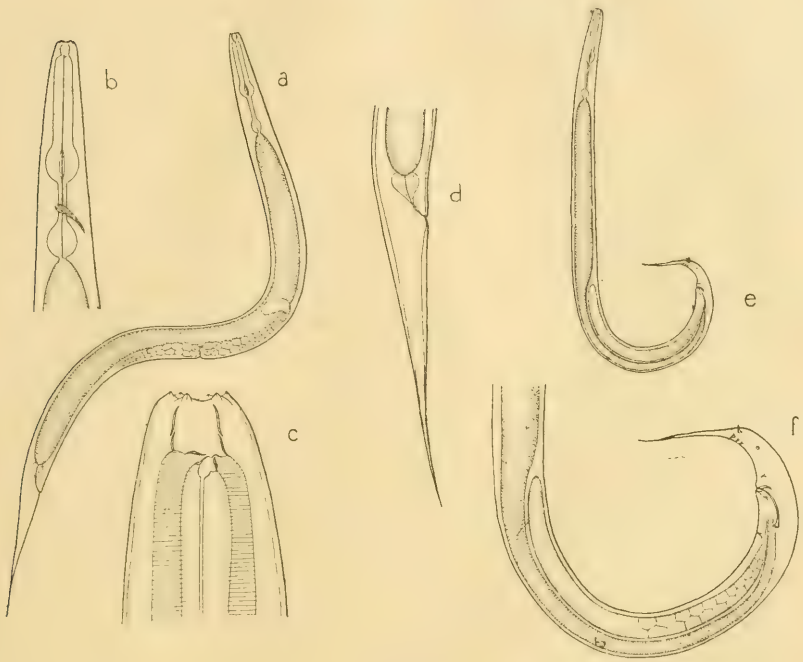


Fig. 1. *Diplogaster minor* ♀ × *Diplogaster E (D. theritieri)* ♂.
a. b. c. d. Femelle hybride. — *f. g.* Mâle hybride.
Grossissements : *a*, 150 ; *b*, 335 ; *c*, 1510 ; *d*, 335 ; *e*, 150 ; *f*, 335.

que leurs congénères, bien qu'ils eussent atteint des tailles semblables.

Du samedi *21 mars* au mardi *24*, je laissai ces quatre hybrides ensemble pour voir si le mâle s'accouplerait avec les femelles et les féconderait. A aucun moment je ne l'ai vu tenter un rapprochement et il a toujours paru vivre absolument indifférent à leur voisinage. D'ailleurs je n'ai aperçu dans l'organe génital des femelles aucune indication de développement d'œufs fécondés ou non fécondés.

Le 24 mars je tuai une des femelles, et en fis l'étude anatomique complète (fig. *a*). Je constatai alors que l'organe génital femelle était incomplètement développé. Le vagin, l'utérus et l'oviducte existaient avec leur développement à peu près normal; l'ovaire était au contraire entièrement atrophié et on ne voyait aucune trace de noyaux ou cellules germinatifs.

Je tuai également le mâle, chez lequel je constatai un avortement analogue (fig. *e* et *f*). Le conduit éjaculateur, le canal déférent et le réservoir séminal existaient; mais le testicule était avorté et il n'existait ni spermatozoïdes, ni spermatoblastes, ni cellules germinatives.

Cette absence d'ovaire et de testicule expliquait l'aspect effilé de ces individus.

Tous les organes végétatifs étaient au contraire normalement développés, et ces individus, par leur taille et leur conformation générale, ressemblaient aux plus beaux spécimens de l'espèce.

Je plaçai avec les deux femelles restantes six mâles de *Diplogastes E.* Le lendemain 25, je trouvai les utérus de ces deux femelles très distendus et littéralement bourrés de spermatozoïdes. Ceux-ci étaient en très bon état et jouissaient d'une grande mobilité, glissant les uns sur les autres dans tous les sens à l'intérieur de la cavité utérine. Sur ces femelles observées vivantes et légèrement comprimées j'ai encore mieux constaté l'atrophie complète de l'ovaire. Au delà de l'oviducte, l'organe générateur se terminait par un cul-de-sac court et à parois minces et claires. Ce cul-de-sac était recourbé en arrière et des spermatozoïdes s'y étaient introduits et s'y agitaient comme dans l'utérus.

Une de ces deux femelles, de taille un peu plus petite que sa camarade, avait son organe sexuel encore plus incomplet et plus mal conformé. Les spermatozoïdes s'étaient en effet répandus dans la cavité générale du corps, et certains étaient arrivés jusqu'au delà du gros bulbe antérieur, très peu en arrière de la bouche. Ces spermatozoïdes avaient donc dû passer soit par des fissures naturelles de l'utérus mal conformé, soit par quelque perforation résultant de l'accouplement. La première alternative me paraît la plus probable. Cette femelle était d'ailleurs malade (elle est morte le lendemain), tandis que l'autre, malgré l'énorme réplétion en spermatozoïdes des utérus, était très bien portante et agile.

En somme chez ces hybrides toutes les parties végétatives de l'organisme, y compris les parties accessoires des organes générateurs, étaient normalement développés. Seuls les éléments germinatifs avaient avorté d'un avortement absolu.

La femelle restante est morte le 20 avril. Cette femelle était éclose le 16 mars, et a donc vécu *35 jours*, avec une température moyenne de 17 à 18°C, c'est-à-dire plus du double de ce que vivent les femelles hermaphrodites normales.

La longue durée de l'existence est un fait généralement constaté chez les hybrides (1).

La grande vigueur végétative des hybrides est la conséquence de l'opposition générale (antagonisme) qui existe dans tout le monde vivant entre la croissance et la reproduction, entre le soma et le tissu génital (2).

Les quatre jeunes obtenus dans la deuxième expérience ont donné *quatre femelles stériles* semblables aux précédentes. Le 15 avril, je prends 2 ♀ et les isole avec 3 ♂ de *Diplogaster E*. Le 16 je constate que l'une des ♀ ne s'est pas accouplée ; l'autre est remplie de spermatozoïdes, qui comme précédemment, ont envahi la cavité générale du corps. Cette dernière femelle est morte le lendemain. Les 3 autres femelles sont mortes respectivement le 5, le 7 et le 10 mai. Ces 3 derniers hybrides ont donc vécu respectivement *41*, *43* et *46* jours ; la température moyenne étant de 18 à 19° C. Cette durée est encore un peu plus longue que celle de l'hybride de la première série.

L'infécondité de l'hybride de cette espèce semble être une démonstration parfaite d'une ingénieuse hypothèse de Darwin. Voici, en effet, ce qu'il en dit dans son livre : *De la variation des animaux et des plantes* (Trad. française, 1868, t. II, p. 191) : « Les hybrides, à l'état embryonnaire, participant de la constitution du père et de la mère, ne se trouvent pas dans des conditions tout à fait naturelles, tant qu'ils sont nourris dans la matrice, l'œuf ou la graine de la forme maternelle *et comme les conditions artificielles déterminent souvent la stérilité*, il se pourrait que les organes reproducteurs de l'hybride fussent, dès le commencement, affectés d'une manière permanente. »

(1) Kohlweg. *Arten und Rassenbildung*. Leipzig, 1897, p. 50.
(2) Geddes et Thompson. *L'évolution du sexe*. 1892, p. 316. — Spencer. *Principes de Biologie*, trad. française, t. II, 6e part., ch. VI.

Tel paraît bien être le cas de notre hybride. Il est, en effet, stérile, uniquement par *l'absence complète des éléments germinatifs*, dans les organes génitaux. Toutes les autres parties de ces organes (le vagin, l'utérus, l'oviducte et jusqu'à la membrane ovarienne chez la femelle ; le conduit éjaculateur, le conduit déférent, le réservoir séminal, et la membrane testiculaire chez le mâle), se sont formées. Si ces parties n'ont pas pris tout à fait leur développement normal, cet arrêt de développement doit bien certainement avoir pour cause l'absence des éléments germinatifs, qui, pendant l'évolution embryonnaire, ont manqué pour déterminer un accroissement corrélatif et complet des organes destinés à leur servir d'enveloppes et de véhicules.

Quant aux éléments germinatifs, leur absence, comme Darwin l'a très bien soupçonné, a dû être primordiale. C'est au commencement de leur embryogénie qu'ils ont dû être frappés d'arrêt de développement ; soit que la cellule germinative primitive ait dès le début complètement avorté, soit que son noyau seul, mal constitué, se soit trouvé incapable de présider à un développement régulier, lorsque à la fin du troisième stade larvaire, les organes et éléments génitaux, sortant de l'état embryonnaire prennent rapidement leur accroissement définitif.

Il serait bien intéressant de vérifier et comparer la structure du rudiment génital chez des larves venant d'éclore des deux espèces mères et de l'hybride.

Rhabditis V (Duthiersi) ♀ × R. Y (*R. sergenti*) ♂.

Alger, 1898. — 1re *expérience*. — Le *3 juin*, je réunis ensemble *15* ♀ *de Rhabditis V*, ayant épuisé leur stock de sperme et *18* ♂ *de Rhabditis Y*.

Le *4*, les femelles ont pondu des œufs non fécondés.

Le *5*, à côté des œufs sans coque, je trouve une trentaine d'œufs avec coque à des états divers de développement.

Le *6*, pas de nouveaux œufs avec coque ; un de ceux d'hier est éclos ; les autres se sont tous arrêtés dans leur développement : quelques-uns à l'état de 2 blastomères, d'autres à l'état de 16 blastomères ; aucun n'a dépassé le stade morula, sauf l'unique éclos qui est isolé.

Le *10*, cet individu est adulte, mais ne produit rien ; ses utérus sont vides ; il est mince et effilé comme si ses ovaires étaient incomplètement développés.

Le *12*, je le place avec 3 ♂ de *Rhabditis Y* ; quelque temps après j'en vois un qui le tient enlacé avec sa bursa.

Le *13*, l'animal n'a rien pondu ; le corps est toujours mince et effilé.

Le *14*, toujours pas de ponte ; l'individu est tué et autopsié. Je le tue par une douce chaleur, puis je le traite par l'acide acétique à 1 0/0, et enfin je l'examine pendant plus d'une heure, avec le plus grand soin, à l'immersion homogène.

L'individu hybride était une *femelle*. J'ai pu voir les deux ovaires d'une façon très claire. Ils m'ont paru constitués normalement dans toute leur étendue. Les utérus étaient complètement vides. La partie de l'ovaire qui y fait suite et dans laquelle les ovules achèvent leur développement avant la fécondation était garnie de ces ovules paraissant normaux, chacun pourvu d'un gros noyau. Nulle trace de spermatozoïdes.

Il faut donc admettre que cet hybride avait perdu la faculté de former des spermatozoïdes et de pondre des œufs non fécondés, comme le font les ♀ du *Rhabditis V* ; qu'en outre il n'avait pas reçu de sperme du ♂ de *Rhabditis Y*. Les ovaires après avoir atteint leur développement régulier et normal, étaient devenus inertes et stériles.

2e expérience. — Le *8 juin*, je réunis ensemble *20 ♀ de Rhabditis V* ayant épuisé leur stock de sperme, et *20 ♂ de Rhabditis Y*.

Le *9*, il est pondu seulement des œufs sans coque.

Le *10*, il est pondu 9 œufs avec coque, à des états divers de développement.

Le *11*, il y a encore 16 œufs avec coque et 3 jeunes éclos ; en tout 19. J'isole ces jeunes. Aucun des œufs avec coque du 10 n'est éclos. Tous se sont arrêtés dans leur évolution, comme dans la première expérience. Hier et aujourd'hui, il y avait également des œufs sans coque, non fécondés par conséquent.

Le *12*, encore cinq œufs avec coque, mais arrêtés dans leur développement. Les œufs avec coque du 11 non éclos hier, se sontégalement arrêtés sans avoir dépassé le stade morula.

Le *13*, des trois jeunes éclos le 11, un a langui sans prendre

de nourriture, puis est mort ; les deux autres s'accroissent régulièrement.

Le *14*, les deux larves sont adultes ; ce sont deux *femelles*.

Le *16*, comme elles n'ont rien pondu, je tue et autopsie l'une de ces femelles. Cette autopsie a donné des résultats absolument identiques à celle de la femelle de la première expérience. J'ai placé la seconde femelle avec 5 ♂ de *Rhabditis Y*.

Le *18*, comme elle n'a rien pondu, je la tue et l'autopsie ; les résultats sont identiques à ceux obtenus avec les deux hybrides précédents.

3e expérience. — Le *12 juin*, je réunis ensemble *15* ♀ *de Rhabditis Y* adultes depuis un jour, mais tenues isolées à l'écart de leurs mâles congénères, avec *5* ♂ *de Rhabditis V*.

Le *13*, aucun œuf de pondu ; j'ajoute deux nouveaux mâles de *Rhabditis V*. J'enlève une des ♀ et je la mets à part avec deux ♂ congénères.

Le *14*, les ♀ n'ont toujours rien pondu ; au contraire la ♀ isolée avec des ♂ congénères a été fécondée et a pondu des œufs évoluant régulièrement.

Le *15*, tout étant dans le même état, la culture est supprimée.

Conclusion. — De ces trois cultures, il résulte que, ces deux espèces, malgré leur très grande ressemblance, s'hybrident très difficilement entre elles.

En effet, d'une part 35 ♀ de *Rhabditis V* (*Duthiersi*), et 38 ♂ de *R. Y* (*R. sergenti*) ont été mis eusemble ; d'autre part 15 ♀ de *R. Y* et 7 ♂ de *R. V*.

Dans la première série, 50 à 60 œufs fécondés seulement ont été pondus, dans la seconde, pas un seul. La stérilité absolue de cette seconde série s'explique aisément par l'affaiblissement ou la perte totale de l'instinct sexuel chez les mâles du *R. V* (v. *Arch. Zool. Expér.*, série 3. T. 8. 1900).

Quant aux œufs hybrides de la première série, ils ont dû être pondus par deux femelles seulement, les 33 autres n'ayant pas été fécondées.

De ces 60 œufs, 4 seulement sont éclos, les autres n'ayant pas dépassé le stade morula.

Des 4 jeunes éclos, un, incapable de prendre de la nourriture est mort sans s'accroître ; les 3 autres ont atteint l'état adulte et

donné 3 ♀. Au point de vue végétatif elles étaient bien conformées et de bonne taille normale. Mais elles sont demeurées absolument stériles, aussi bien par autogamie que par hétérogamie.

Rhabditis DD (R. mairei) ♀ × *Rh. pellio* SCHNEIDER ♂

Alger, 1904. — Le *13 avril*, je réunis ensemble *40* ♀ *de R. DD* (provenant des lombrics) avec *40* ♂ *du Rh. pellio* SCHNEIDER (provenant des limaces), les uns et les autres n'ayant pas encore effectué leur 4e mue.

Le *14*, tous sont adultes et je vois quelques accouplements.

Le *15*, toutes les femelles se sont accouplées ; toutes portent sur la vulve une selle de copulation. J'assiste encore à quelques accouplements. Les utérus sont enflés et bourrés d'œufs, mais qui tous sont opaques et ne paraissent pas évoluer.

Le *16*, même état qu'hier. Tous les animaux ♂ et ♀ sont bien portants. Beaucoup d'œufs ont été pondus. Beaucoup sont dépourvus de coque et se décomposent immédiatement après leur expulsion au dehors. Quelques-uns ont une mince coque et alors sont assez bien conservés. Ils paraissent avoir subi des segmentations jusqu'à l'état de morula, puis s'être arrêtés dans leur développement. — J'ai examiné une femelle avec un fort grossissement en la comprimant légèrement. On voyait au fond de l'utérus, de nombreux spermatozoïdes. Ils avaient même pénétré en assez grand nombre dans la partie renflée de l'oviducte formant réceptacle séminal, disposition absolument semblable à celle que l'on observe dans les accouplements entre ♂ et ♀ de même espèce.

Le *17*, tous les ♂ ont un aspect vieilli, étiolé et ne s'agitent presque plus. Les ♀ sont moins dégénérées ; mais elles paraissent ainsi tombées en pleine sénescence. Comme hier, elles ont pondu des œufs, la plupart se désorganisant immédiatement ; quelques-uns, avec coque et parcourant un début d'évolution.

Le *18*, les ♀ sont dans un état de décrépissement avancé. Pas un œuf n'a été pondu. La culture est supprimée.

Croisement inverse. — Le *17 avril*, je réunis ensemble 30 ♀ de *Rhabditis pellio* SCHNEIDER, avec 30 ♂ de *Rh. DD* (*R.*

mairei) ; les uns et les autres n'ayant pas encore effectué leur 4e mue. — A 7 heures du soir, tous ont effectué leur 4e mue ; pas vu la moindre tentative d'accouplement.

Le *18*, ♂ et ♀ sont bien portants. Pas trace d'accouplements. Aucune ♀ ne porte de selle de copulation Leurs utérus se garnissent d'œufs, mais qui n'évoluent pas J'ajoute 5 nouveaux ♂ bien vigoureux pris sur la culture générale de *Rh. DD.* Sur cette culture générale, toutes les ♀ portent une selle de copulation et par conséquent se sont accouplées.

Le *19*, ♂ et ♀ sont bien portants. De nombreux œufs pondus dont un certain nombre paraissent avoir commencé à évoluer, et sont pourvus d'une coque. Je n'assiste directement à aucun accouplement, mais je vois 3 ♀ portant une selle de copulation sur la vulve. Portées sous le compresseur et examinées avec un fort grossissement, elles montrent de nombreux spermatozoïdes dans leur utérus. Ces 3 ♀ sont isolées.

Le *20*, je vois 5 nouvelles ♀ portant sur la vulve une selle de copulation. J'ai vu également un ou deux accouplements ; mais pas plus ces nouvelles ♀ accouplées que les 3 isolées d'hier n'ont pondu d'œufs se développant. Elles pondent des œufs stériles en assez grand nombre, qui se désorganisent bientôt.

Le *21*, je vois de nouveaux accouplements. Il y a ponte d'assez nombreux œufs pourvus de coque, mais n'évoluant pas.

Le *23*, encore des œufs avec coque, mais ne se développant pas. La culture est supprimée.

Rhabditis elegans ♀ × *Rh. M.* (*R. lucianii*) ♂

Alger, 1901. — Le *3 avril*, je réunis *42* ♀ *de R. elegans* ayant épuisé leur sperme avec *50* ♂ *de R. M.* jeunes et vigoureux.

Dans la journée, j'ai vu, à plusieurs reprises, des ♂ embrasser des ♀ en s'enroulant sur leur région médiane au point de la vulve. Mais toutes ces tentatives d'accouplement ont été toujours de courte durée et les mâles lâchaient les femelles au bout d'une demi-minute. Il semblait, qu'à ce contact intime les mâles, renseignés par je ne sais quelle impression, reconnaissaient l'impossibilité d'un accouplement avec ces femelles.

Entre eux, les mâles tentaient également de nombreuses tenta-

tives d'accouplement en s'embrassant et s'enroulant les uns sur les autres. Ces tentatives anormales étaient beaucoup plus prolongées et étaient même accompagnées d'une éjaculation de ciment copulateur. En effet plusieurs des mâles portaient à la surface du corps des selles très développées de ce ciment, selles semblables à celles que les femelles fécondées de la même espèce portent sur la vulve.

Je n'ai pu trouver trace de ces selles sur aucune des femelles du *Rh. elegans*. Il semble donc que dans leurs tentatives d'accouplements, les mâles n'arrivent pas jusqu'à cet acte.

Le *5 avril*, les mâles continuent à se saisir et s'enroulent les uns sur les autres. Presque tous portent d'énormes selles de ciment copulateur. Ils paraissent être indifférents au voisinage des ♀ et les laissent manger tranquillement, tandis qu'entre eux, ils se bousculent continuellement et s'enlacent dans de nombreux replis.

Le *6* et le *7*, j'observe toujours des tentatives d'accouplements entre ♂ et ♀.

Le *14*, toutes les ♀ étant mortes, la culture est supprimée.

En résumé, il y a eu d'assez nombreuses tentatives d'accouplement entre ♂ et ♀, mais toujours de courte durée et jamais suivi d'aucun effet, pas même d'éjaculation de ciment copulateur : éjaculation au contraire fréquente dans les enlacements entre mâles.

Rhabditis A (*pellio* Schneider) ♀ × *Rh. Y.* (*R. sergenti*) ♂

Alger, 1901. — Le *17 mai*, je réunis *20* ♀ vierges de *R. A.* avec *20 jeunes* ♂, n'ayant pas copulé *de R. Y.*

Le *18*, il n'y a rien de pondu. Il y a de fréquentes tentatives d'accouplement, le mâle restant quelquefois un instant collé par la bursa à la surface de la vulve.

Le *19* j'isole 2 ♀ et les place avec 2 ♂ congénères.

Le *20*, ces 2 ♀ ont pondu de nombreux œufs évoluant.

Dans la culture générale, toujours aucun œuf pondu.

Le *25*, la culture est supprimée.

[Dans une autre expérience (25 mai-2 juin) les femelles ont pondu des œufs, mais œufs non fécondés, n'évoluent pas].

Croisement inverse. — *Rh. Y* (*R. sergenti* ♀ × *Rh. A* (*R. pellio*) ♂.

Le *17 mai*, je réunis *20* ♀ *vierges de R. Y* avec *20 jeunes* ♂ n'ayant pas copulé de *R. A*.

Le *18*, il n'y a rien de pondu ; j'ai vu fréquemment des tentatives d'accouplement, des mâles enlaçant des femelles, mais toujours de courte durée.

Le *24*, toujours rien de pondu. Les ♀ mises avec des ♂ congénères donnent des œufs évoluant régulièrement. Culture supprimée le *25*.

[Dans une autre expérience (25 mai-3 juin), les femelles ont pondu des œufs, mais non fécondés, et n'évoluant pas].

Rhabditis M (*R. lucianii*) ♀ × *Rh. elongata* ♂.

Alger, 1903. — Le *20 février*, je réunis ensemble *20* ♀ *de Rh. M*, isolées avant leur quatrième mue, avec *20* ♂ de *Rh. elongata*.

Le *22*, je rajoute 5 nouveaux mâles.

Le *23*, il n'y a aucune femelle fécondée, mais j'ai vu un mâle enlaçant une femelle, mais la lâchant presque aussitôt. Je rajoute 5 nouveaux mâles.

Le *24*, je remets encore 5 nouveaux mâles.

Le *25*, j'ai vu de nombreux enlacements entre mâles, mais pas un seul accouplement avec des femelles. Je rajoute 5 mâles.

Le *26* toujours des enlacements entre mâles. J'ajoute 12 nouveaux mâles.

Le *28*, les mâles continuent à s'enlacer entre eux mais n'ont effectué aucun accouplement. Les femelles de temps à autre pondent quelques œufs non fécondés. Je remplace alors les ♂ de *Rh. elongata* par des ♂ de *Rh. M*.

Le *29* toutes les femelles ont été fécondées et pondent des œufs évoluant régulièrement ; leurs utérus sont bourrés d'œufs.

[Une autre expérience, poursuivie du 25 février au 2 mars, a donné des résultats analogues].

En résumé, dans ces deux expériences, 40 ♀ de *Rh. M.* ont été maintenues respectivement 8 et 5 jours avec 52 et 35 mâles de *Rh. elegonta*, sans qu'il se soit fait ni accouplement sérieux ni fécondation.

Croisement inverse : Rh. elongata ♀ × *Rh. M (R. lucianii)* ♂.

Le *1er mars*, j'isole ensemble *20* ♀ *de R. elongata* et *20* ♂ *de R. M*, tous ♀ et ♂ encore à leur quatrième stade, avant la dernière mue.

Le *2 mars*, tous ont effectué leur dernière mue, et sont adultes.

Le *4 mars*, les mâles s'enlacent souvent entre eux; quelques-uns portent même sur leurs flancs des selles de copulation, tandis que je n'en vois chez aucune femelle, ni sur la vulve, ni ailleurs. Il n'y a donc pas eu d'accouplements. Les femelles montrent quelques ovules dans chaque utérus et en pondent de temps à autre, mais qui, non fécondés et dépourvus de coque, se désorganisent rapidement.

Le *5*, toujours pas d'accouplements. Les femelles pondent quelques rares œufs non fécondés, sans coque.

Le *7*, aucun accouplement, aucune fécondation. Les femelles pondent des œufs non fécondés. Je mets 20 jeunes nouveaux mâles, et je place les vieux mâles avec des ♀ de leur espèce.

Le *8*, les nouveaux mâles sont très actifs ; on les voit s'enlacer entre eux, et parfois avec les femelles, mais sans aboutir à aucun accouplement complet et à une fécondation. Les vieux mâles ont fécondé toutes les ♀ mises à leur disposition.

Le *11*, je remplace les ♂ de *Rh. M.* par des ♂ de *Rh. elongata.*

Le *12*, toutes les femelles sont fécondées, et commencent à pondre des œufs évoluant. La culture est supprimée.

En résumé, les femelles de *Rh. elongata* sont restées pendant 9 jours avec des mâles de *R. M.*, en nombre égal, sans qu'il se soit fait d'accouplement. Les mâles réunis avec des femelles de leur propre espèce les ont fécondées. Les femelles elles-mêmes ont été finalement fécondées par des mâles de leur propre espèce.

Donc, aucun accouplement ne semble possible entre ces deux espèces, de taille et de conformation générale assez rapprochées.

Rhabditis elegans ♀ × *Rh. A (vellio* Schneider) ♂

Alger, 1901. — Le *2 mai*, je réunis *10* ♀ *de R. elegans* ayant épuisé leur stock de sperme avec *14 jeunes* ♂ *de Rh. A* en train d'effectuer leur quatrième et dernière mue.

Le *6*, les mâles ont sur les flancs des selles de copulation ; il n'y en a pas trace sur la vulve des femelles.

Culture supprimée le *8*.

En résumé, il semble bien certain qu'aucun accouplement et aucune fécondation n'ont eu lieu sur cette culture entretenue pendant 6 jours entiers. Les mâles étaient cependant très ardents. Quelquefois je les ai vus enrouler leur extrémité caudale sur une femelle ; mais ils la relâchaient presqu'immédiatement. Entre eux, au contraire, ils se tenaient fréquemment et longuement enlacés, allant même jusqu'à l'émission du ciment copulateur.

[Expérience analogue, ayant duré du 5 au 9 mai. Mêmes résultats].

Rhabditis elegans ♀ × *Rh. Y* (*R. sergenti*) ♂

Alger, 1901. — Le *9 mai*, je réunis *8* ♀ *de R. elegans*, ayant épuisé leur stock de sperme avec *13* ♂ *de Rh. Y.*

Le *10*, j'ai observé plusieurs fois des mâles tenant des femelles enlacées comme dans l'accouplement, mais ces enlacements ne m'ont pas semblé durer longtemps. Les mâles entre eux s'enlacent très fréquemment et sur les flancs de quelques-uns d'entre eux, on voit des selles de ciment copulateur, tandis que je n'en distingue pas sur la vulve d'aucune des femelles.

Six jeunes pondus.

Le *11*, un jeune pondu.

Le *12*, trois jeunes pondus.

Le *14*, les jeunes sont tous adultes ; ce sont des *femelles normales*.

En résumé, les 8 ♀ sont restées trois jours entiers en contact avec 13 ♂. Pendant ces trois jours, je n'ai rien observé qui me permit de croire à des accouplements utiles et féconds. Les jeunes qui ont été pondus le 10, 11 et 12 n'étaient évidemment que les derniers produits tardifs de l'activité hermaphrodite de quelques-unes des femelles. De ces jeunes sont issues des femelles normales ne présentant aucun caractère d'hybridité.

[Une expérience analogue (12-18 mai) a donné des résultats semblables].

Rhabditis aspera mihi ♀ × R. A (*pellio* SCHNEIDER) ♂

Alger, 1894. — Le *13 mars*, je réunis ensemble sur une préparation *11 jeunes* ♀ non adultes de *R. A* et *13* ♂ *de R. aspera*, pris dans des cultures générales.

Le *14*, tous les animaux sont très vigoureux. Les femelles sont toutes devenues adultes. On voit leurs utérus se remplir d'œufs. Quelques unes même ont pondu des œufs non fécondés sans coque, qui se désorganisent rapidement. Il n'y a donc pas eu d'accouplement entre elles et les mâles de *Rh. aspera*. Elles n'en portent d'ailleurs aucune trace sur leurs vulves.

Le *15*, toujours ni accouplement, ni ponte. Les utérus sont bourrés d'œufs non fécondés.

Dans une préparation B, je mets 4 de ces ♀ avec 4 jeunes ♂ de leur espèce.

Dans une préparation C, je place 6 de ces ♂ avec 6 jeunes ♀ de leur espèce.

Le *16 mars*, les 7 ♀ de *R. A* restées avec 8 ♂ de *R. aspera* n'ont pondu aucun œuf et ne portent aucune trace de fécondation.

Les 4 ♀ de la préparation B ont été fécondées et ont déjà pondu de nombreux œufs en bonne voie de développement.

Le *18*, les ♀ de la préparation C ont pondu de nombreux œufs dont quelques-uns sont déjà éclos.

Le *20 mars*, aucun œuf fécondé n'étant pondu dans la préparation principale, on fait à nouveau des expériences de contrôle, qui donnent des résultats semblables aux précédents.

Deux autres séries de cultures (7-15 mars et 22-29 mars) ont évolué d'une façon tout à fait analogue].

En résumé, ces trois séries d'expériences démontrent de la façon la plus complète que les deux espèces, *Rhabditis aspera* et *Rhabditis* A sont distinctes, et qu'aucune hybridation n'est possible entre elles.

Rhabditis Marionis ♀ × *Rh. maupasi* nov. nom ♂

Alger, 1894. — I. Le *12 novembre*, j'isole *4* ♀ *de Rh. Marionis* ayant épuisé leur stock de sperme avec *6 jeunes* ♂ *de Rh. pellio* Bütschli.

Le *13*, les femelles pondent des œufs non fécondés.

Le *14*, la situation étant la même, la culture est supprimée.

II. Mis ensemble 20 ♀ de *Rh. Marionis* + 20 ♂ de *Rh. pellio*. Expérience a duré du 14 au 17 novembre. Aucun résultat.

III. Mis ensemble 5 ♀ de *R. Marionis* + 9 ♂ de *R. pellio*. Expérience du 17 au 19 novembre. Rien.

IV. Mis ensemble 6 ♀ de *R. Marionis* + 15 ♂ de *R. pellio*. Expérience du 3 au 9 février (1895). Il n'a été pondu que des œufs non fécondés.

Croisement inverse : *Rh. pellio* ♀ × *Rh. Marionis* ♂

I. Le *7 décembre* j'isole *une jeune* ♀ *de Rh. pellio* avec *un* ♂ *de Rh. Marionis*.

Le *8*, la femelle est devenue adulte, mais n'a rien pondu.

Le *9*, aucun œuf pondu ; j'ajoute deux ♀ vierges de *R. pellio*.

Le *12*, toujours rien de changé. Je prends 2 des ♀ et les place avec 2 ♂ de *Rh. pellio* congénères (préparation B).

Le *13*, rien de pondu Les 2 ♀ de la préparation B sont fécondées et ont déjà pondu quelques œufs évoluant régulièrement.

Le *14*, toujours aucun œuf pondu. Je la place alors avec un ♂ de *Rh. pellio* congénère. Sur la préparation B, de nombreux œufs et des larves écloses.

Le *15*, la troisième ♀ mise avec le mâle de son espèce pond des œufs évoluant régulièrement.

II. Expérience analogue faite avec 2 ♀ de *Rh. pellio* et 3 ♂ de *Rh. Marionis*. Durée : 14-18 décembre. Rien obtenu.

III. Expérience analogue faite avec 7 ♀ de *R. maupasi* et 12 ♂ de *R. Marionis*. Durée : 21-23 janvier (1895). Pas d'œufs fécondés.

IV. Expérience analogue faite avec 11 ♀ de *R. pellio* et 20 ♂ de *R. Marionis*. Durée : 7-12 février (1895). Rien que des œufs non fécondés.

En résumé, de ces nombreux et longs contacts entre ces deux espèces, il n'est pas sorti un seul produit fécondé.

Rhabditis AA (*R. caulleryi*) ♀ × *Rhabditis M.* (*R. luciani*) ♂.

Alger, 1901. — Le *13 avril*, je réunis ensemble *22 jeunes ♀ du Rhabditis hermaphrodite AA*, prêts à effectuer leur 4e et dernière mue, avec *25 jeunes ♂ du Rhabditis M.* Cette réunion est faite en vue d'obtenir des accouplements pendant la période de maturation de l'organe génital, avant toute production des éléments génitaux. S'il se fait des accouplements, ils seront reconnaissables aux grosses selles de ciment copulateur que les mâles du *Rh. M* laissent toujours sur l'orifice génital femelle après leur passage. En outre ces mâles sont très ardents et paraissent donc très appropriés à une expérience de cette sorte. A ajouter encore les énormes ressemblances qui existent entre ces deux espèces.

15 avril. — Pendant ces deux jours, bien que j'aie souvent porté la préparation sous le microscope, je n'ai pas vu la moindre tentative d'accouplement avec les femelles. Les mâles, au contraire, s'enroulaient entre eux, et plusieurs, même, portaient sur les côtés du corps des selles de ciment copulateur. Aucune des femelles n'en montrait sur son orifice sexuel. Il est donc bien établi qu'il y a répugnance sexuelle absolue entre ces deux espèces.

Voulant m'assurer, si les mâles étaient encore vigoureux et ardents, je les ai isolé avec 12 femelles vierges de leur propre espèce. Immédiatement, j'ai assisté à deux ou trois accouplements, et deux heures plus tard, toutes les femelles avaient leur vulve garnie chacune d'une selle de ciment copulateur.

Cette indifférence sexuelle absolue entre ces deux espèces était intéressante à constater. Elles se ressemblent tellement entre elles par une foule de caractères que lorsque je décrivis l'espèce hermaphrodite en juillet 1900, je me demandai si je n'avais pas simplement un état hermaphrodite de la forme dioïque, et résolus dès lors de retrouver cette dernière pour effectuer l'expérience que je viens de réaliser. Morphologiquement les deux formes se ressemblent à tel point qu'on les réunirait et les confondrait sans hésiter. Il n'y a qu'une légère différence de taille. Et cependant elles sont absolument séparées l'une de l'autre physiologiquement. C'est un cas de *kysaméchanie* (isolement

physiologique), analogue à celui observé précédemment entre les *Rh. maapasi* et *Rh. Marionis*.

Ici, semble-t-il, ce n'est pas une incapacité causée par des différences physiques et de conformation qui empêchent le rapprochement entre ces deux espèces. C'est bien plutôt un éloignement, une répugnance physiologiques qui les tient aussi séparées l'une de l'autre que si elles étaient isolées par de puissantes barrières physiques. Cependant ♀ et ♂ ont été entassés les uns sur les autres pendant 48 heures dans une toute petite goutte d'eau, où ils ne pouvaient pas faire un mouvement sans se heurter les uns aux autres. Les mâles tâchaient de satisfaire leur ardeur sexuelle en s'entrelaçant entre eux, mais n'embrassaient jamais les hermaphrodites.

Croisement inverse Rhabditis M (*R. lucianii*) ♀ × *Rh. AA* (*R. pellio*. Schneider ♂.

Le *5 avril*, je réunis ensemble *2* ♂ *de Rh. AA* et *2* ♀ *vierges de R. M.*

Les animaux sont laissés ensemble jusqu'au *11 avril*. Aucun œuf de pondu.

Étant donné l'inertie sexuelle des mâles d'espèces hermaphrodites, l'infécondité de cette expérience était facile à prévoir. C'est ce qui est arrivé. Les mâles de *Rh. AA*, n'ont fait aucune tentative d'accouplement.

Rhabditis elegans ♀ × *Leptodera appendiculata* ♂.

Alger, 1901. — Le *2 mai*, je réunis 7 ♀ *de Rh. elegans* ayant épuisé leur stock de sperme avec *11* ♂ *de Leptodera appendiculata*.

Le *3* et le *4*, j'obtiens des pontes.

Le *6*, la culture est supprimée.

Des pontes du 3 et du 4 sont issus 23 individus qui, arrivés à l'état adulte ont donné 23 femelles normales et fécondes, parfaitement identiques de tous points avec les autres femelles de *Rhabditis elegans*. Il en faut conclure qu'elles n'étaient que les derniers produits de l'hermaphrodisme potandrique de quelques-unes des progénétrices isolées et qu'il n'y a eu aucun accouplement efficace avec les mâles de *Leptodera*. Je n'ai d'ailleurs

aperçu aucune tentative d'accouplement faite par ceux-ci, dans les nombreuses occasions où j'ai porté la préparation sous le microscope. Entre eux, les mâles étaient au contraire souvent enlacés dans la posture de l'accouplement.

Rhabditis BB (*R. seurati*) ♀ × *Rhabditis Y* (*R. sergenti*) ♂.

Alger, 1901. — Le *3 juin*, je réunis *20* ♀ *vierges de Rh. BB* avec *20 jeunes* ♂ n'ayant pas encore copulé de *Rh. Y*.

Le *5*, je trouve des œufs et de jeunes larves qui sont conservées.

Le *6*, encore quelques pontes, qui sont conservées.

Le *7*, rien de pondu ; la culture est supprimée.

Le *12*, les œufs pondus le 5 et 6 se sont bien développés. Il en est sorti environ 70 individus. Tous ces individus, mâles et femelles étaient nettement conformés d'après le type du *Rh. BB*. Une douzaine seulement, tant mâles que femelles, présentaient des malformations dans la région caudale, ou des étranglements annulaires sur le corps. En outre, tous ces individus avaient des organes génitaux bien constitués et se sont fécondés normalement entre eux. De tout cela, il résulte que je ne crois pas avoir eu affaire à de vrais hybrides. Il est probable qu'une des femelles avait déjà été fécondée par un mâle congénère avant son isolement.

Croisement inverse : Rhabditis Y (*R. sergenti*) ♀ × *Rh. BB* (*R. seurati*) ♂.

Le *3 juin*, je réunis *20* ♀ *vierges de Rh. Y* avec *20 jeunes* ♂ *de Rh. BB* n'ayant pas encore copulé.

La culture est conservée jusqu'au *7 juin*. Aucun œuf n'est pondu.

Rhabditis E (*R. lambdiensis*) ♀ × *Rhabiditis pellio* ♂.

Alger, 1904. — Le *27 mars* je réunis ensemble *20* ♀ *adultes de Rh. E*, isolées avant leur 4e mue avec *20* ♂ *de Rh. pellio*.

Le *30*, les mâles sont remplacés par d'autres nouveaux. La culture est conservée jusqu'au 2 avril. Je n'ai observé que des œufs non fécondés.

[Expérience analogue (29 mars-2 avril) avec 40 ♀ de *Rh. E.* et 40 ♂ de *Rh. pellio*. Rien que des œufs non fécondés].

Rhabditis EE ♀ × *Rhabditis pellio* ♂.

Alger, 1904. — Le *18 avril*, je réunis ensemble *20* ♀ *du Rhabditis EE* ayant épuisé leur stock de sperme et ne pondant plus depuis 24 heures avec *20 jeunes* ♂ de *Rh. pellio*.

La culture est supprimée le *23 avril*. Il n'y a eu ni accouplements ni pontes.

[Expérience analogue (23-29 avril) avec 20 ♀ de *Rh. EE* et 20 ♂ de *Rh. DD*. Il n'y a pas eu d'accouplements et pontes seulement d'œufs non fécondés.

Expérience analogue (29 avril-5 mai) avec 20 ♀ de *Rh. EE* et 20 ♂ de *Rh. DD*. Mêmes résultats].

DOCUMENTS ANNEXES

M. L. G. Seurat *à qui* Maupas *a fait don de ses papiers sur la biologie et la systématique des Nématodes a bien voulu, sur ma demande, rechercher s'il n'y trouverait pas une identification des* Rhabditis *désignés dans le mémoire qui précède, par des initiales. Il résulte des vérifications de* M. Seurat, *que :*

1 *Rhabditis A.*	= *R. pellio* Schneider nec. Butschli.
2° *R. Q.*	= *R. elegans* Maupas 1900 (1).
3° *R. V.*	= *R. duthiersi* Maupas 1900.
4° *R. Y.*	= *R. sergenti* Maupas 1916 (2).
5° *R. BB.*	= *R. seurati* Maupas 1916.
6° *Diplogaster hermaphrodite*	= *D. minor* Maupas 1900 (3).

Plusieurs des autres espèces n'ont pas été publiées par Maupas, *mais leur description a été trouvée dans ses notes et rédigée par* M. Seurat. *Nous donnons ces descriptions ci-dessous. Ce sont :*

7° *Rhabditis E.*	= *R. lambdiensis* Maupas n. sp.
8° *R. M.*	= *R. lucianii* Maupas n. sp.
9° *R. AA.*	= *R. caulleryi* Maupas n. sp.
10° *R. DD.*	= *R. mairei* Maupas n. sp.
11° *Diplogaster E.*	= D. *lheritieri* Maupas n. sp.

Seul *Rhabditis EE*, n'a pu être identifié.

M. C.

(1) Maupas, Modes et formes de reproduction des nématodes, *Arch. zool. expér.*, (sér. 3), t. VIII, 1900.

(2) Maupas, Nouveaux *Rhabditis* d'Algérie, *C. R. Soc Biol.*, t. LXXIX, 1916, p. 607.

(3) Steinert, *Arch. f. Hydrobiol.* t. IX, 1914, p. 420 ; a changé ce nom en *D. gallicus*.

Rhabditis lambdiensis Maupas n. nom (*Rhabditis E.*).

Synon. *Rhabditis monohystera* Cobb. 1893, non Bütschli 1873 ; Cobb, Nematodes, mostly australian and fijian, p. 278, pl. 38.

Cuticule striée transversalement. Champs latéraux très larges, pouvant atteindre dans la région médiane du corps 50 à 60 μ de largeur chez des individus d'une épaisseur de 120 à 130 μ ; les champs médians sont beaucoup plus étroits et ont un aspect linéaire ; on les suit aisément depuis la bouche jusqu'à la vulve et l'anus.

Pore excréteur situé à la hauteur de l'origine de l'intestin ; l'appareil excréteur, simple, comprend de chaque côté un canal antérieur qui remonte le long de l'œsophage et un canal postérieur, très difficile à suivre. Bouche entourée de trois lèvres nettement distinctes, fortement émarginées en leur milieu, portant chacune une paire de papilles sétiformes sur leur bord antérieur. Œsophage avec un bulbe antérieur.

Femelle. — Queue relativement courte, présentant une paire de papilles latérales à son origine. Vulve située dans la région postérieure du corps, à peu de distance en avant de l'anus, en relation avec un tube génital simple (monohystérien) qui remonte vers l'avant, le long de la face ventrale de l'intestin ; ovaire replié le long de la moitié antérieure de l'utérus. Œufs de

Rhabditis lambdiensis Maupas	♂	♀	♀	♀	♀	Jeune ♀
Longueur du corps	1.158 μ	1.758 μ	1.857 μ	2.100 μ	2.210 μ	1.395 μ
Diamètre	71	114	157	133	133	77
Rapport du diamètre à la longueur	1/16	1/15	1/12	1/16	—	1/18
Queue	35	100	100	88	111	100
Rapport de la longueur de la queue à la longueur totale	1/33	1/17	1/18	1/24	—	1/13
Cavité buccale	25	25	25	25	30	30
Œsophage	228	257	271	288	288	244
Rapport longueur œsophage à long. totale	1/5	1/7	1/7	1/7	—	1/5
Vulve	—	1.515	1.615	1.800	1.910	1.175
Spicules	44	—	—	—	—	—

forme oblongue, avec les bouts arrondis, mesurant 75 à 80 μ de longueur sur 40 à 43 μ de largeur. Cette forme est ovovivipare, les œufs se développent et éclosent dans l'utérus, le nombre des larves contenues dans l'utérus atteignant 20 à 30.

Les jeunes larves écloses dans l'utérus de leur mère peuvent y demeurer vivantes 48 jours, sans prendre de nourriture et malgré cela elles sont prêtes à se développer et à s'accroître dès que, mises en liberté au dehors, elles trouvent une nourriture favorable ; cette résistance vitale des jeunes ren-

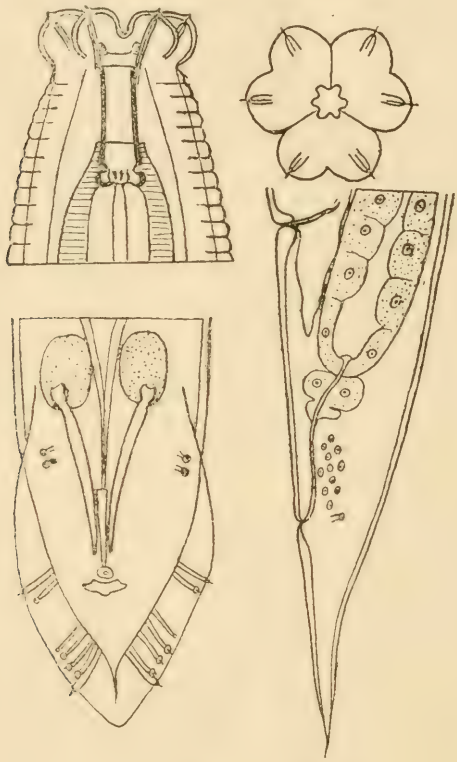


Fig. 3. — *Rhabditis lambdiensis.*

En haut, à gauche, région céphilique × 648. — A droite, lèvre buccale vue de face × 640. — En bas, à gauche, la queue du mâle vue par la face ventrale × 350. A droite. queue de la femelle vue du côté gauche × 165.

fermés dans l'utérus de leur mère émaciée est d'autant plus remarquable qu'ils résistent fort peu de temps à la disette lorsqu'ils éclosent dans l'eau pure.

Cette espèce jouit donc d'une adaptation particulière qui, dans les cas de disette d'aliments lui permet de conserver bien portants dans son utérus 20 à 30 jeunes qui pendant des semaines peuvent attendre le moment favorable

à leur mise en liberté au dehors. Dans les mêmes conditions, les jeunes éclos dans l'utérus des autres espèces de Rhabditis auraient, dès les premiers jours, perforé et déchiré les parois de l'utérus de leur mère et se seraient ensuite nourris de ses viscères, s'enkystant finalement sous forme de larves sans bouche.

Mâle. — Queue courte, du type pélodérien ; neuf paires de papilles dont dont cinq postanales groupées. Spicules non soudés, le plus souvent incolores, quelquefois légèrement teintés en brun.

Habitat : trouvé dans la terre humide recueillie le 21 mai 1893 à Médéa, sur le bord du ruisseau d'eaux d'égout, en compagnie du *Rhabditis teres* ; retrouvé dans du terreau, marais de la Reghaia et dans de la terre du jardin de la redoute d'Aïn-Sfissifa (sud-oranais) recueillie par M. Flamand.

Affinités. — Cette espèce présente une certaine affinité avec le *R. monohystera* Bütschli ; elle a d'ailleurs été confondue avec celui-ci par quelques auteurs. Elle en diffère nettement : 1° par sa taille beaucoup plus grande ; 2° par la grandeur relative plus faible de la cavité buccale, de l'œsophage et de la queue ; 3° par la position relative du pore excréteur ; 4° la conformation des lèvres buccales fortement échancrées ; 5° par le nombre des œufs et les conditions de la ponte, le *R. monohystera* étant une forme essentiellement ovipare, qui ne présente jamais plus de deux à trois œufs dans l'utérus, pondus bien avant leur première segmentation ; 6° la conformation de la queue du mâle est absolument différente, le *R. monohystera* ne présentant que sept paires de papilles génitales ; 7° enfin le revêtement chitineux interne de l'œsophage du *R. monohystera* porte, entre la cavité buccale et le premier bulbe, des stries d'épaississement caractéristiques.

Rhabditis lucianii n. sp. (1) (*Rhabditis M*)

Synon. *Rhabditis aspera* Bütschli : Oerley, die Rhabditiden, 1886, p. 32, pl. II, fig. 1-9.
Rhabditis sp. près *aspera* Bütschli : Maupas et Seurat, *C. R. Soc. Biologie*, t. LXXIX, p. 608.

Cuticule sans stries longitudinales, ni transversales. Bouche bordée par trois lèvres bien distinctes ; chacune de ces lèvres, légèrement émarginée, porte deux paires de papilles très fines insérées, la première paire, sur le bord extrême interne des lèvres, la seconde un peu en arrière, au dos des lèvres, exactement au même niveau que la première. On ne distingue bien ce double système de papilles que sur des individus vivants, suffisamment comprimés pour immobiliser la bouche sans l'écraser : j'ai observé un double système de papilles semblables chez le *Rhabditis elongata* Schn. L'ensemble des trois lèvres forme une sorte de rétrécissement distinct du corps.

Appareil excréteur. — La situation du pore excréteur varie d'un individu à l'autre ; on le trouve tantôt un peu en avant du bulbe œsophagien, tantôt en face, tantôt un peu au delà. L'appareil excréteur ne peut être bien observé que sur le vivant, sur des individus bien constitués, immobilisés par compression. En dehors du pore, on distingue un tube chitineux mince, facile à voir, auquel est accolée une masse glandulaire dans l'épaisseur de

(1) Espèce dédiée à M. Luciani, directeur des Affaires indigènes, ami de Maupas.

laquelle on suit ses replis sinueux ; les canaux latéraux comprennent une branche antérieure qui se prolonge le long de l'œsophage jusqu'au niveau postérieur de la cavité buccale et une branche postérieure que j'ai pu suivre jusqu'au voisinage du rectum où elle s'infléchit vers la face ventrale. Lorsqu'on observe longtemps cette dernière sur le fond clair de l'ovaire où on la distingue très nettement on constate que ce canal est animé de mouvements rythmiques de contraction et de dilatation ; pendant les contractions le

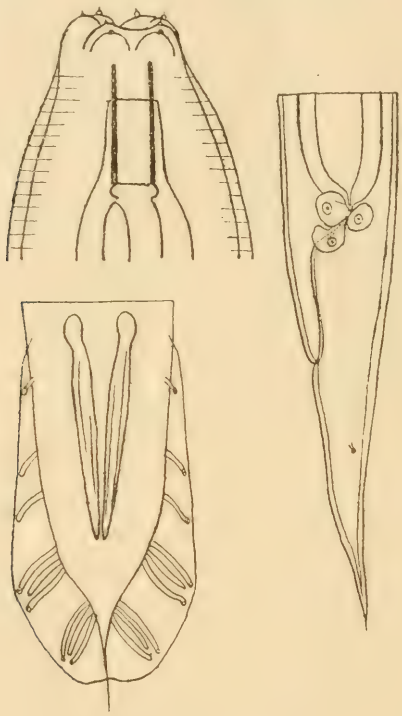


Fig. 4. — *Rhadbitis lucianii*.

En haut et à gauche, région céphalique × 730. — En bas à gauche, queue du mâle vue par la face ventrale × 350. — A droite, queue de la femelle vue du côté gauche × 165.

canal disparaît complètement. J'avais déjà cru observer ces mouvements de contraction chez d'autres espèces, mais je ne m'en étais pas encore assuré aussi nettement que chez celle-ci ; on peut donc admettre que c'est là un phénomène propre à ces canaux, qui a évidemment pour but de faire circuler le liquide contenu dans leur cavité.

En outre de ce système principal, il en existe un second dans la moitié postérieure du corps, disposé d'après le type de celui de l'*Angiostoma limacis* Duj., c'est-à-dire une paire de canaux latéraux bifurqués, ayant chacun un orifice distinct ; cet orifice, extrêmement difficile à voir, est situé un peu en avant du coude postérieur de l'ovaire. La branche antérieure du

canal remonte jusqu'un peu en arrière de la vulve ; chez les individus bien constitués on suit la branche postérieure jusqu'au niveau de l'anus, où elle se termine en s'effilant dans le tissu conjonctif de la queue, au voisinage de la terminaison du canal excréteur principal. Ce second système excréteur est logé comme le système principal dans l'épaisseur des bandes latérales. Le système excréteur présente des anomalies assez fréquentes :

Ainsi j'ai observé un individu chez lequel la branche postérieure du système principal était double ; chez un autre, c'était la branche postérieure du second système qui était double ; enfin fréquemment les canaux se terminent avant d'atteindre les limites décrites plus haut comme normales.

Queue de la femelle régulièrement effilée, de longueur variable.

Queue du mâle du type leptodérien, terminée par une pointe extrêmement fine qui dépasse la bourse caudale, pointe extrêmement difficile à voir lorsqu'elle se trouve repliée en dedans. Neuf paires de papilles génitales, les six postérieures réunies en deux groupes de trois. Spicules de couleur brunâtre clair.

Chez cette espèce l'accouplement laisse toujours sur la vulve une selle de copulation très développée. Œufs de forme ovale, variant un peu dans leurs proportions : $60 \times 30\ \mu$, $54 \times 33\ \mu$, $48 \times 36\ \mu$. Cette espèce produit assez souvent des œufs d'une taille double de la longueur courante : $122\ \mu \times 44$.

Ponte. — Forme ovovivipare, ainsi que la plupart des Rhabditis. Les œufs, en sortant de l'oviducte (*tuba*) rencontrent les spermatozoïdes toujours massés à l'extrémité interne du large utérus : ils sont immédiatement fécondés et sécrètent leur coque ; ils s'accumulent ensuite dans la large cavité des utérus. Les premiers formés sont le plus ordinairement pondus à des degrés plus ou moins avancés de développement. Plus tard, quand les utérus sont fortement distendus par le grand nombre d'œufs qui les encombrent, il semble que la femelle perd la faculté de pondre. Alors les œufs restent dans les utérus et y évoluent jusqu'à éclosion de la larve ; les jeunes ainsi mis en liberté à l'intérieur de leur mère y circulent vivement, déchirent les parois des utérus, se dispersent dans la cavité générale, détruisent et dévorent les viscères et s'accroissent ainsi aux dépens de leur mère qui ne tarde pas à périr. Sa cuticule demeurant intacte, les jeunes restent enfermés dans ce sac jusqu'à ce qu'ils aient absorbé toutes les parties molles alibiles (viscères, glandes, ovaires, muscles) ; devenus plus grands et plus forts, ils réussissent alors à déchirer les parois de leur prison et à prendre leur liberté définitive.

Le nombre des œufs emmagasinés chez les grandes femelles adultes peut atteindre 275.

Variation. — Cette espèce produit assez souvent des œufs d'une taille double de la longueur courante ; j'ai isolé un de ces œufs géants et élevé la larve qui en sortit ; c'était une femelle. Lorsqu'elle fut adulte depuis quatre jours, elle mesurait : Longueur du corps 3.250 μ ; diamètre 166 μ ; queue 166 ; cavité buccale 22 ; œsophage 22 ; distance de la vulve à l'extrémité céphalique 1.565 μ. Cette femelle paraissait peu féconde car bien qu'accompagnée de plusieurs mâles, elle n'a pondu que quelques œufs pendant les quatre jours de sa vie adulte.

Un des deux mâles provenant des larves enkystées que je conservai de juin 1893 à janvier 1894 m'a présenté une anomalie très remarquable des papilles génitales, le groupe postérieur étant ici réduit à une seule papille ; ce mâle, dans tout le reste de son organisation, était normalement constitué,

Rhabditis lucianii Maupas	♂	♂	♂	♀	♀	♀
Longueur totale . .	1.215 μ	1.900 μ	1.787 μ	2.100 μ	2.817 μ	1.601 μ
Diamètre	57	66	78	128	143	85
Rapport du diamètre à la longueur . .	1/21	1/29	1/23	1/16	1/20	1/19
Queue	42	42	42	145	185	90
Rapport de la longueur de la queue à la longueur totale. . .	1/29	1/45	1/42	1/14	1/15	1/17
Cavité buccale. . .	12	18	12	10	18	18
OEsophage	168	228	271	243	276	257
Rapport longueur œsophage à long. totale.	1/7	1/8	1/6,6	1/8,5	1/10	1/5
Vulve	—	—	—	1.000	1.401	872
Spicules.	—	—	60 μ	—	—	—

Habitat : trouvé dans l'humus riche et humide des ruisseaux d'arrosage des cultures sur couche du Jardin d'essai du Hamma, 24 mai 1893 ; retrouvé le 15 juin 1904 dans une caisse à Bananier de la Bibliothèque nationale d'Alger.

Affinités. — Le *Rhabditis lucianii* se distingue du *R. aspera* Bütschli : 1° par la forme de l'orifice buccal et des lèvres ; 2° par la forme de la cavité buccale qui, chez le *R. aspera* se relie à l'œsophage sans présenter l'étranglement si fréquent chez les *Rhabditis* ; 3° par l'absence du renflement moyen de l'œsophage ; 4° par la forme moins effilée de la queue de la femelle ; 5° par la grande longueur du rectum de la femelle qui atteint les 2/3 de la longueur de la queue, tandis qu'il n'atteint guère que le 1/5 de celle-ci chez le *R. aspera* ; 6° par la finesse et la brièveté de la pointe caudale du mâle.

Rhabditis caulleryi Maupas n. sp. (*Rhabditis AA*)

Cuticule incolore, transparente, lisse, sans striation transversale, présentant une aire latérale en forme de bandelette étroite formée de trois à quatre stries longitudinales, bandelette qui ne se voit qu'avec de forts grossissements.

Bouche limitée par trois lèvres très peu saillantes mais bien distinctes,

portant chacune deux petites papilles très fines, difficiles à voir ; cavité buccale terminée en arrière par un étranglement très accusé et très net ; œsophage sans bulbe œsophagien antérieur. Intestin constitué par deux rangées de cellules alternant entre elles, avec la disposition si commune chez les Rhabditis ; chez les individus bien nourris elles sont toujours remplies de nombreuses granulations qui donnent au tractus intestinal un aspect noirâtre opaque ; ces granulations sont exclusivement de nature protéique ou graisseuse. Rectum relativement long, flanqué de trois glandes,

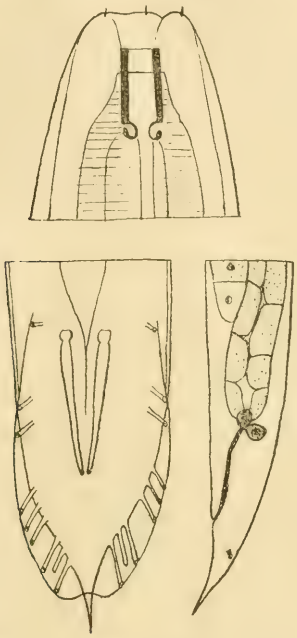


Fig. 5. — *Rhabditis caulleryi.*

En haut, extrémité céphalique × 640. — En bas, à gauche, queue du mâle vue par la face ventrale × 350. — En bas, à droite, queue de la femelle vue du côté gauche × 95.

deux latérales et une dorsale, à son point de jonction avec l'intestin ; ces glandes sont petites et peu développées.

Pore excréteur à la hauteur de la limite inférieure de l'œsophage. L'appareil excréteur est double, chez la femelle, ainsi que chez divers *Rhabditis* (*R. lucianii* Maupas, *R. icosiensis* Maupas, etc.).

L'appareil excréteur principal comprend, de chaque côté, un canal latéral antérieur qui se prolonge jusqu'à la cavité buccale et un canal postérieur qui se suit aisément jusqu'auprès du rectum où il se termine en cul-de-sac dans les amas de tissu conjonctif.

L'appareil excréteur postérieur est formé d'un canal extrêmement fin, dorsal par rapport au canal postérieur ; ce canal commence un peu en arrière de la vulve où il est probablement en rapport avec un pore si fin

que je n'ai pu le voir ; vers l'arrière il se continue au delà de l'anus et vient se terminer en cul-de-sac près de la papille caudale latérale.

Femelle. — La queue courte (sa longueur est égale à celle du rectum) a une forme coudée, caractéristique de l'espèce ; elle porte des papilles latérales insérées un peu en arrière de son tiers antérieur.

L'appareil génital femelle ressemble, dans toutes ses parties essentielles à celui du *Rhabditis elegans*. La vulve est fermée par deux minces lèvres à peine saillantes au fond d'une légère dépression de la paroi ventrale ; vagin court. Utérus très développés pouvant contenir chez les femelles adultes chacun 30 à 46 œufs à divers degrés d'évolution ; ovaires repliés brusquement et terminés respectivement en avant et en arrière de la vulve. Cette espèce est hermaphrodite protérandrique à fécondation autogame ; la période de fonctionnement de la glande génitale comme testicule est très courte : 3 heures à 3 heures et demie.

Ponte. — Il y a des femelles qui sont ovovivipares et pondent toute leur progéniture à l'état de larves écloses ; mais il y en a également qui pondent des œufs non encore éclos, contenant, il est vrai, des embryons très avancés et qui éclosent peu de temps après avoir été pondus.

Les œufs s'accumulent dans les larges utérus et y parcourent tout leur développement ; j'ai compté ainsi un total de 90 œufs chez une femelle, de 92 chez une autre. Au début, l'expulsion des jeunes larves se fait aisément et régulièrement ; mais, vers la fin des pontes, des larves restent dans les utérus, se nourrissent des œufs non fécondés qui continuent d'arriver, s'accroissent, perforent et déchirent la paroi délicate de l'utérus, se répandent dans la cavité générale, attaquent et dévorent les viscères de leur mère et, quand elles sont nombreuses, finissent par s'enkyster ; quand elles sont peu nombreuses, elles achèvent leur développement complet. La plupart des mères périssent ainsi, dévorées intérieurement par leurs filles ; il est assez rare d'en voir ayant réussi à expulser jusqu'à leur dernière fille et mourant de vieillesse. A plusieurs reprises, j'ai vu des mères chez lesquelles une dernière larve seule était restée et avait dévoré sa mère : cette larve avait trouvé une nourriture suffisante pour devenir adulte et, enfermée dans l'étui cuticulaire maternel, finissait par être dévorée elle-même par ses filles.

Mouvements. — Lents et lourds ; le Nématode sort difficilement de la goutte d'eau dans laquelle on le tient.

Mâle. — Voulant m'assurer de l'existence possible et du nombre des mâles, j'ai institué des cultures en grand d'après la méthode décrite chez mon *Rhabditis elegans*.

1re culture (juillet) . .	3.247 ♀	; 1 ♂	
2e — — . . .	1.738	1	
3e — — . . .	1.937	0	
4e — — . . .	35	1	
5e — — . . .	387	0	
6e — — . . .	864	0	
7e culture (juillet). . .	1.112 ♀	; 0 ♂	
8e — (3 novembre) .	476	; 3	Cette 8e culture a été faite avec des larves enkystées conservées dans une goutte d'eau pure du 1er août au 1er novembre ; à cette dernière date, je les fis désenkyster en leur donnant de la chair pourrie.

9e	—	(6 novembre) .	1 110	; 0
10e	—	(11 id.) .	1.155	; 11
11e	—	(26 mars) . .	936	; 5
12e	—	id. . .	1.420	; 6
13e	—	(13 fév. 1902) .	609	; 2

Les 9e et 10e cultures ont été faites avec les descendants de ces larves enkystées.

Cette 13e culture était composée des larves de la 58e génération enkystées depuis le 3 août 1901 et remises en culture après 6 mois d'enkystement.

Rhabditis caulleryi MAUPAS	♀	♀	♂	♂	♂
Longueur du corps. . .	1.910 μ	2.364 μ	1.310 μ	1.054 μ	1.110 μ
Diamètre.	111	122	72	60	55
Rapport du diamètre à la longueur	1/17	1/19	1/18	1/17	1/20
Queue.	96	96	43	44	48
Rapport de la longueur queue à longueur totale . . .	1/21	1/26	1/30	1/24	1/23
Cavité buccale	16	20	16	16	16
OEsophage	210	244	210	177	177
Rapport longueur œsophage à longueur totale	1/9	1/9	1/6	1/6	1/6
Vulve.	965	1.243	—	—	—
Spicules	—	—	48	39	48

Ces mâles mis en culture avec des femelles, vivent et circulent au milieu de celles-ci avec l'indifférence sexuelle la plus complète, sans essayer la moindre tentative d'accouplement.

Queue du mâle du type leptodérien, courte et terminée par une fine pointe qui dépasse la bourse caudale ; neuf paires de papilles, dont la disposition est presque identique à celle des papilles du *R. lucianii*. Spicules incolores, un peu variables dans leur forme et leur longueur.

Habitat : Trouvé en juillet 1900 dans l'humus gras du ruisseau de Bab-el-Oued (Alger) ; retrouvé, en mai 1904, dans un échantillon de terre pris dans une caisse à Bananier de la Bibliothèque nationale d'Alger.

Affinités. — Cette espèce présente de grandes ressemblances, dans la forme de l'œsophage et de l'organe excréteur double, la conformation de la queue des mâles avec le *R. lucianii* ; elle en diffère par sa taille plus petite,

par la brièveté de la queue de la femelle, caractéristique par sa courbure vers la face ventrale et par la longueur plus faible des spicules.

Rhadbitis DD mairei Maupas
Pelodera (9 paires de papilles)

Habitat. — (Avril). Trouvé à l'état de larves enkystées dans de gros lombrics grisâtres ramassés au jardin d'essai. Très nombreux et communs.

Mâle. — Queue du type pélodérien ; neuf paires de papilles, dont trois subterminales groupées ; spicules de 64 μ de longueur.

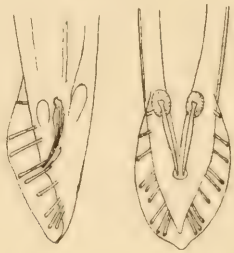


Fig. 6. — *Rhabditis mairei.*
Queue du mâle, face ventrale et profil.

Mesures

	♀
Corps	3.400 μ
Œsophage	266 = 1/12
Queue	144 = 1/24
Vulve	1.770
Diamètre	188 = 1/18
Bouche	16 = 1/16
Spicules.	

Diplogaster lheritieri n. sp. (*Diplogaster E*)

Synon. — *Diplogaster longicauda* Claus : Bütschli, *Zeit. f. Wiss. Zool.* t. XXVI, 1876, p. 369. pl. XXIII, fig. 1, *a-c* ; Œrley, Die Rhabditiden, etc., 1886, p. 41, pl. III. fig. 1-5 ; Ziegler, *Zeits. f. Wiss. Zool.*, t. LX, 1895, p. 355 ; Conte, *C. R. Soc. Biol.*, 1900.

Cuticule ornée, ainsi que chez les *Diplogaster striatus* Bütschli et *lirata* Schn., de nervures longitudinales et de fines stries transversales, moins nettement accusées toutefois que chez ces deux espèces. Bouche bordée de trois lèvres très peu saillantes et assez difficiles à distinguer ; chaque lèvre porte deux fines papilles et représente ainsi deux lèvres secondaires. Les cellules

	♂	♀	♀	♀ (Hollande)	♂ (Hollande)
Diplogaster lheritieri Maupas					
Longueur totale.	872 μ	1.144 μ	1.400 μ	1.700 μ	1.215 μ
Diamètre du corps. . . .	50	71	75	128	89
Rapport du diamètre à la longueur totale	1/17	1/16	1/18	1/13	1/13
Queue.	143	257	271	357	188
Rapport de la longueur queue à longueur totale. . . .	1/6	1/4	1/5	1/4,7	1/6
Cavité buccale	11	12	14	10	11
Œsophage	185	185	185	200	182
Rapport longueur œsophage à longueur totale	1/5	1/6	1/7	1/8,5	1/6,6
Spicules.	37	—	—	—	43
Vulve.	—	500	715	800	—

de l'intestin contiennent de nombreuses granulations biréfringentes qui à la lumière polarisée, les nicols croisés, donnent à l'intestin un aspect aussi éclatant que chez le *Rhabditis teres* Schneider.

Développement. Ovipare ; des œufs pondus le 10 mars (1895) à midi ont éclos 50 heures plus tard, le 11 à 6 heures du soir ; les jeunes sortis de ces œufs ont pondu leurs premiers œufs le 15 de 5 à 7 heures du matin (la température étant de 17° pendant ce laps de temps).

Mouvements : lents et lourds ; ce Nématode se déplace difficilement

Habitat : trouvé le 8 novembre 1894 dans de la terre grasse envoyée de Vire ; retrouvé dans de la terre sablonneuse de l'île Walcheren (Hollande) envoyée par le Dr de Man.

Affinités. — Bütschli avait hésité en assimilant son *Diplogaster* au *D. longicauda* Claus. Cette hésitation est des plus justifiées. les deux formes étant profondément distinctes ; j'ai retrouvé le véritable *D. longicauda* qui diffère du tout au tout de celui-ci par son port général et toutes ses dimensions. Autant le *D. longicauda* est grêle et agile, autant celui-ci est massif et lourd ; autant le premier est peu prolifique, autant le second est fécond, avec les utérus toujours bourrés de nombreux œufs. Les dimensions du corps, de l'œsophage, de la queue, des œufs et des spicules sont profondément différentes ; la conformation de l'ovaire, des spicules et surtout du gorgeret montre également des différences importantes. La distribution générale des papilles caudales du mâle est la même, mais leurs écartements réciproques sont beaucoup plus grands chez le *D. longicauda* que chez le

D. lheritieri ; en outre ce dernier est pourvu d'une bourse caudale rudimentaire dont je n'ai pas vu trace chez le *D. longicauda*.

Le *D. lheritieri* ressemble beaucoup à mon *D. minor* hermaphrodite et si cette différence de sexualité n'existait pas on les confondrait sans hésiter ;

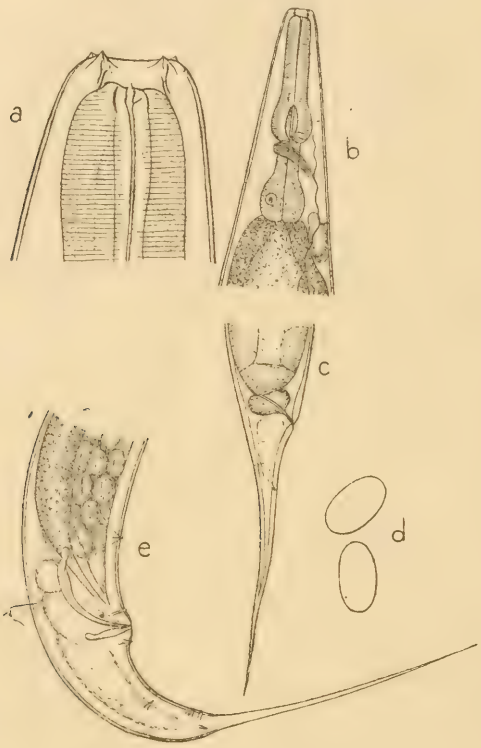


Fig. 7. — *Diplogaster Lheritieri.*

a. Extrémité encéphalique ♀ × 730 ; *b*. Extrémité céphalique ♀ × 165. *c*. Queue de la femelle × 165 ; *d*. Œufs × 165 ; Queue du mâle × 50.

les nombreux essais d'hybridation inféconds démontrent leur distinction spécifique ; à noter cependant que l'unique mâle hybride obtenu ressemblait complètement aux mâles du *D. lheritieri*.

Le *D. lheritieri* rentre dans le même groupe que les *D. minor* Maupas, *robustus* Maupas et *inermis* Bütschli. Le *D. robustus* est caractérisé par sa taille plus forte et surtout par l'existence, chez le mâle de dix paires de papilles génitales au lieu de neuf.

J. RODHAIN

NOUVELLES OBSERVATIONS SUR LA BIOLOGIE DE "PASSEROMYIA HETEROCHAETA" (VILLENEUVE)

Au cours de ma présence aux troupes Belges opérant en 1917 en Afrique orientale allemande, j'ai eu l'occasion de compléter dans cette contrée mes observations antérieures [1] sur la biologie de *Passeromyia heterochaeta*, cette Anthomyidae dont la larve parasite les nids des oiseaux en Afrique centrale.

J'ai pu entre autre, obtenir les œufs et la larve primaire de la mouche et élucider ainsi le cycle évolutif complet de l'insecte.

Je remercie avec un vif plaisir M. E. ROUBAUD qui m'a amicalement ouvert son laboratoire pour la mise au point de ce travail.

Répartition géographique.

Déjà VILLENEUVE [2] avait signalé avoir vu des exemplaires de *Passeromyia*, provenant du Nyassaland (Port Hérald), de la partie ouest de la Rhodésie septentrionale, et de Mombasa dans le British East Africa. En dehors de Udjidji sur la côte orientale du lac Tanganika, j'ai trouvé dans le nid d'un oiseau indéterminé,

[1] J. RODHAIN. Sur une larve de Muscinae vivant dans le Nid de *Passer Griseus* au Congo. *Revue Zoolog. Africaine*, III, n° 2, janvier 1914. J. RODHAIN et J. BEQUAERT. *Histoire de Passeromyia Heterochaeta* VILLEN. dans matériaux pour une étude monographique des diptères parasites de l'Afrique. *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique*, 7e série, t. XLIX, 1916.

[2] J. VILLENEUVE. Diptères Nouveaux d'Afrique. *Bull. Soc. entom. France*, n° 14, juillet 1915.

une pupe de *Passeromyia*, dans la brousse épineuse de Dodoma au centre même de l'Afrique orientale allemande.

Le diptère paraît donc bien uniformément répandu dans toute

Fig. 1. — Tige du mûrier parasité par les Coccides, fréquenté par les Passeromyies.

la partie Orientale, Centrale de l'Afrique et nous savons, qu'il existe un peu partout dans le bassin du Congo, jusque près de la côte de l'Atlantique.

Capture de l'insecte adulte. — Jusqu'ici je n'avais pas pu cap-

voisinant la dépression où couchaient les oisillons. Un seul œuf se trouvait placé sur un excrément en dessiccation.

Comme dans notre cage vivaient plusieurs femelles, afin de suivre la ponte individuelle, le 25 nous en isolons deux avec un mâle dans une cage séparée.

Jusqu'au 28, jour, où les circonstances nous obligent à interrompre notre expérimentation, ces mouches n'avaient pas pondu d'œufs.

Par une coïncidence heureuse, le jour même où nous obtenons les premiers œufs de nos insectes captifs, nous avons la chance de récolter dans un nid de moineau le premier œuf de *Passeromyia*.

Le nid était habité par 3 oisillons presque adultes. Il contenait 9 pupes formées, et pas moins de 32 larves de tailles diverses mais toutes déjà au troisième stade de leur évolution.

Dans la poussière échappée des brindilles d'herbes et des plumes entremêlées qui constituaient la demeure des passereaux, se trouvaient une coque d'œuf vide et à côté rampant activement une larve minuscule traînant après elle une touffe de filaments piliformes.

L'éclosion des œufs que nous avons obtenus de nos mouches, nous apprit bientôt que c'était une larve primaire de Passeromyie. Ainsi donc, *Passeromyia heterochaeta*, dépose ses œufs directement dans les nids des oiseaux, au voisinage immédiat de l'hôte sur lequel ses larves doivent se nourrir. Elle est attirée par l'odeur des nids habités et se nourrit partiellement d'excréments frais des jeunes oisillons.

Ce comportement est à rapprocher des habitudes des Auchméromyies, des Cordylobia et Stasisia, ces Calliphorines testacées à larves parasites temporaires ou permanentes de l'homme et des animaux, et qui toutes effectuent leur ponte près des endroits imprégnés d'urine ou de sueur de l'hôte pour lesquels elles ont un tropisme particulier.

Il est permis de supposer d'après cela, que *Phormia azurea* Fall, mouche à larve hémophage parasite des oiseaux d'Europe dont on ignore encore la ponte, dépose de même ses œufs dans le voisinage des jeunes oiseaux.

Les pontes de *Passeromyia heterochaeta*, paraissent se faire en séries de 12 à 17 œufs à la fois, nos observations ne permettent point d'en préciser le nombre.

Eclosion des œufs. Larve primaire. — Parmi les œufs pondus du 20 au 21 et gardés à la température de la chambre, les 6 premiers ont éclos dans le courant de la matinée du 26. Un autre lot recueilli le 24, mais qui avait été exposé indirectement à un rayon de soleil, donna déjà des larves dans l'après-midi du 26.

La durée d'incubation dans ces cas a varié de 48 heures à 5 jours et la chaleur a hâté l'éclosion.

La jeune larve s'échappe de l'œuf par une fente longitudinale

Fig. 2. — Œuf et larve primaire de *Passeromyia Heterochaeta* (Vill.). Microphotographies grossissant 25 fois.

A droite, coque ovulaire vide montrant les striations longitudinales de la cuticule et la fente par où s'est échappée la larve.

A gauche, larve primaire photographiée par la face dorsale.

qui se produit le long du bord concave, ou droit, de la coque ovulaire.

Le vermicule mince qui vient d'éclore rampe activement entre les fils du coton colorié sur lequel étaient placés les œufs. Déjà à un faible grossissement, on peut distinguer, que la larve minuscule traîne après elle une touffe de fins filaments blanchâtres extrêmement ténus.

Des larves enchevêtrées dans les fils de coton, placées au contact d'un jeune oiseau cherchent austitôt de l'atteindre, elles se dirigent rapidement vers leur hôte.

Dès qu'elles l'ont atteint, leurs mouvements redoublent de vivacité et s'infiltrant entre les plumes naissantes elles disparaissent aussitôt.

Il ne semble pas qu'il leur soit aisé de se nourrir immédiatement après leur éclosion. Le 26, de 7 larves nées le même jour mises sur un jeune moineau, une seule après quelques tentatives infructueuses pour percer la peau, parvint à se fixer et se gorger de sang.

Pendant la succion, elle reste horizontalement couchée sur la peau de son hôte et ne prend pas la position d'érection des larves d'auchméromyies.

Le 27 nous examinons le coton où nous avions placé nos larves, et dont nous avions enroulé le jeune moineau, nous n'y trouvons que 2 larves repues. Le 28 au matin, l'oiseau étant mort, nous déroulons la ouate et retrouvons cette fois 3 larves ayant absorbé du sang et en découvrons une quatrième sur le cadavre même de l'oisillon, cachée entre ses plumes.

Ces jeunes larves comme les adultes fuient la lumière, elles ont grandies mais n'ont pas effectué de mue, elles traînent toujours après elles les prolongements cuticulaires filiformes caractéristiques.

Obligés par les circonstances de nous déplacer, et ne pouvant donc plus renouveler journellement notre matériel oisillons, nous plaçons le soir du 29, les larves qui ont à ce moment 3 jours d'âge sur un jeune pigeon prêt à s'envoler du nid. Le 30 nous cherchons vainement nos parasites, et ne les retrouvons plus dans la suite. Il est probable qu'ils ont péri, tués par les mouvements brusques de l'oiseau déjà trop vigoureux.

Nous savons que contrairement aux larves des Auchméromyies, celles de Passeromyia et de Phormia à leur troisième stade, ne résistent pas au jeûne un peu prolongé. A en juger par l'observation suivante, la larve primaire de Passeromyie, paraît bien pouvoir vivre plusieurs jours avant de faire son premier repas.

Le 5 juin nous retrouvons bien vivantes, 5 larves écloses d'œufs pondus le 27-6. Ces œufs avaient été conservées à la température de la chambre, à l'abri de la lumière.

Nous n'avons pas assisté à leur éclosion, mais en admettant que l'incubation ait duré le maximum de 5 jours, ces larves avaient vécu 3 jours sans nourriture.

Comme les larves adultes, celles au premier stade sont inten-

sément lucifuges ; elles se comportent sous ce rapport comme celles de toutes les auchméromyies connues. Lorsque prudemment, sur l'oiseau même, on les découvre pour les observer, elles se dérobent à la lumière et disparaissent rapidement en dessous des plumes.

Des constatations faites antérieurement à Léopoldville, nous avaient fait supposer que les larves, durant les premiers jours de leur vie, ne quittaient guère leur hôte. L'observation que nous venons de relater plus haut montre qu'il en est réellement ainsi. Les larves primaires de Passeromyies se comportent ici différemment de celles des auchméromyies qui fréquentent beaucoup plus temporairement leur hôte.

L'on peut croire, que les prolongements filiformes qui ornent le dernier segment de la larve au premier stade, sont de nature à faciliter au jeune parasite repu, l'adhérence avec son hôte.

Larve au deuxième stade. Nous avons observé antérieurement à Léopoldville une seule larve au deuxième stade. Elle était dépourvue des appendices en forme de poils qui caractérisent la larve au sortir de l'œuf.

Elevé sur un jeune poussin, cette larve effectua sa mue après 11 jours et s'empupa le septième jour suivant.

Cette observation rattachée à celle concernant les larves primaires qui après 3 jours de vie, n'avaient pas encore mué, porte l'évolution larvaire de Passeromyia à 21 jours. Mais il serait téméraire de généraliser d'une seule observation imparfaite, d'autant plus que l'on sait que la croissance des larves est influencée puissamment par les conditions de température et de nourriture qu'elles subissent.

Je crois, que placées dans leur habitat normal, parasitant un nid habité par de jeunes oiseaux, l'évolution larvaire de Passeromyia est moins longue et ne dépasse certainement pas 20 jours.

Durée du cycle biologique de Passeromyia. — La nymphose ne dure que 12 à 14 jours. Les premières pontes s'effectuant déjà 11 jours après l'éclosion de l'adulte, et l'incubation des œufs étant de 48 heures à 5 jours, le cycle biologique complet de *Passeromyia heterochæta,* à partir de l'œuf jusqu'à l'apparition de l'imago, exige de 34 à 40 jours et 45 à 51 jours jusqu'à la première ponte de l'insecte adulte.

*
* *

L'œuf et la larve primaire de Passeromyia étant restés inconnus jusqu'ici nous en donnons la description.

Œuf de Passeromyia. — D'un blanc laiteux, légèrement incurvé sur une de ses faces, l'œuf est elliptique, inégalement atténué aux deux extrémités dont l'une est plus étroite et moins régulièrement arrondie que l'autre.

Examiné à la loupe, sa coque présente une striation longitudinale, commune à beaucoup d'œufs de Muscides.

Il mesure 1 à 1,25 millimètre de long sur 0,5 millimètre de plus grande largeur.

A l'éclosion il se fend par une incision longitudinale s'étendant d'un pôle à l'autre sur la face creusée (fig. 2).

Morphologie de la larve primaire. — Au sortir de l'œuf, la petite larve mobile, cylindrique, d'un blanc grisâtre ne mesure que 1 millimètre 1/2 à 1 millimètre 3/4 de longueur en sa plus grande extension, sa largeur étant à peine de 1/4 de millimètre.

Elle est métapneustique, ne montrant aucune trace visible de stigmates antérieures et compte 12 segments la tête y comprise.

Elle se fait remarquer d'emblée par le puissant développement de son armature bucco-pharyngienne, et l'aspect particulier caractéristique de son segment anal.

Son revêtement cuticulaire montre, en dehors du premier segment de tête, une spinulation diffuse abondante, mais au fond peu développée qu'on retrouve en partie chez la larve adulte. Vus de leur face ventrale, les anneaux 3 à 11 sont pourvus uniformément de nombreuses épines courtes, à pointes dirigées en arrière. Serrées et volumineuses près du bord antérieur des segments elles forment au niveau de la partie médiane, une bande noire qui s'élargit sur les faces latérales. A la face dorsale les petites épines sont réparties uniformément dans le même ordre, les antérieures sont plus fortes que les postérieures qui sont parfois réduites à de simples points chitinisés. Sur le segment anal, les productions cuticulaires perdent leur caractère d'épines, ce sont de simples épaisissements pâles émoussés qui ressemblent à des écailles placoïdes.

Les faces dorsales et latérales ne portent aucune indication de

bourrelets intermédiaires. Ces derniers sont visibles à la face ventrale, aux bords antérieurs des anneaux 6 à 12. Examinés à un grossissement de 250 diamètres, ils montrent déjà l'ébauche dessinant les bourrelets de reptation médians de la larve adulte.

Latéralement et en arrière de ces bourrelets, on peut sous un éclairage convenable, reconnaître à partir du cinquième anneau antérieur, des indications de deux tubercules latéraux.

Segments céphaliques. — La tête montre les deux anneaux céphaliques nettement séparés.

Le premier, porte latéralement en avant et au-dessus de la bouche, deux antennes ténues, et les formations qui d'après Keilin [1] constituent les palpes maxillaires.

De chaque côté, au devant de la fente buccale, émergent deux puissants crochets. Ils ont comme ceux des larves d'auchméromyies une courbure peu accentuée et portent 3 dents dont les plus fortes sont disposées l'une derrière l'autre, et la troisième plus petite est située en dedans de la deuxième.

La bouche même présente de chaque côté 5 minuscules épines dentaires disposées en demi-couronne au-devant du crochet antérieur.

Ce pseudo-céphalon peut s'invaginer entièrement dans le deuxième anneau.

La partie basilaire ou pharyngienne de l'armature bucco-pharyngienne est fortement développée, la pièce dorsale dépassant la ventrale vers l'arrière.

Le deuxième segment céphalique est garni dans sa moitié antérieure, d'une série de ceintures d'épines étroites et courtes dont les pointes sont dirigées en arrière. La moitié postérieure est inerme.

En dehors des crochets, et des minuscules dents buccales, la tête ne montre aucun organe spécial d'adhésion. La morphologie de la tête de la larve primaire est sous ce rapport identique à celle des segments céphaliques de la larve adulte, et similaire à celle des anneaux correspondants des larves d'auchméromyies.

Roubaud croit pouvoir expliquer par cette absence de ventouse, la nécessité qui existe pour ces larves, de prendre au

(1) Keilin. Recherches sur les larves de Diptères cycloraphes. *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique.* Tome XLIX, 7e série, 7e vol.

cours de leur succion la position spéciale d'érection. Il invoque pour la larve de *Passeromyia*, le témoignage de Van Saceghem qui aurait observé le fait [1].

Nous avons vu se nourrir à plusieurs reprises sur des oiseaux jeunes les larves de Passéromyies au premier et au troisième stade et nous pouvons affirmer qu'elles ne prennent pas nécessairement au cours de leur repas la position caractéristique des larves d'Auchméromyies. Il est possible toutefois qu'elles puissent la prendre, nos observations ne sont pas suffisamment nombreuses pour infirmer catégoriquement le fait. Celui-ci au point de vue anatomique et physiologique a son importance et il est probable que nous aurons l'occasion d'y revenir.

Segment anal. — Il est légèrement tronqué, l'anus étant dirigé vers le bas et s'ouvrant vers la face ventrale, au milieu d'un petit bourrelet saillant. Le segment est bordé sur son pourtour postérieur de 3 paires de prolongements filiformes de la cuticule, qui donnent à la larve un aspect tout à fait caractéristique.

Ils correspondent aux tubercules spiniformes qu'on retrouve chez la larve au IIIe stade au pourtour de l'aire stigmatique. Leur implantation, deux sont dorsales, deux latérales, deux ventrales, est sensiblement identique, mais leur développement remarquable qui atteint jusque 3/4 de millimètre, en fait une véritable touffe de faux poils qui traînent derrière la larve minuscule, lorsqu'elle se déplace en rampant.

Immédiatement en dessous et en arrière des deux prolongements supérieurs et médians s'ouvrent les fentes stigmatiques postérieures, au bout des terminaisons partiellement chitinisées des troncs trachéens qu'on aperçoit par transparence.

Remarquons que par l'extrême développement de ces appendices filiformes de sa cuticule, la larve primaire de *Passeromyia* occupe une position à part parmi les larves hématophages connues. Les larves d'Auchméromyies ont bien le revêtement cuticulaire de leur dernier segment orné de prolongements mais les dimensions de ceux-ci ne dépassent pas celles de tubercules spiniformes.

[1] E. Roubaud. Précisions sur « Phormia Azurea » Fall. *Bulletin Biologique de France et de Belgique*, t. LI, fascicule 4, 1918.

Le premier stade larvaire de *Phormia azurea* n'étant pas connu, aucune comparaison n'est possible avec cette espèce.

Keilin [1] dans son mémoire sur les Anthomyides à larves carnivores, étudie minutieusement la larve primaire de *Muscina* (*Cyrtoneura*) *assimilis*, qui est très semblable d'après lui à celle de *Muscina stabulans* décrite par Portchinsky. Or, cette dernière mouche est morphologiquement très voisine de *Passeromyia heterochaeta*. Il est intéressant de relever que les larves de ces *Cyrtoneura*, qui ont des habitudes parasitaires absolument distinctes de celles des Passéromyies, sont aussi morphologiquement tout à fait distinctes de ces dernières.

Paris, 31 décembre 1918.

Travail du laboratoire de Léopoldville
et de l'Institut Pasteur de Paris.

[1] D. Keilin. Recherches sur les Anthomyides à larves carnivores. *Parasitology* Volume IX, 1916-17.

LAVAL. — IMPRIMERIE L. BARNÉOUD ET Cie.

turer personnellement l'insecte adulte. Au début du mois d'avril 1917, séjournant à Udjidji (Tanganika), mon attention fut attirée par le grand nombre de mouches qui fréquentaient un mûrier buissonneux poussant dans la cour de l'hôpital où je travaillais.

Chaque fois qu'en passant, je frôlais quelque branche de l'arbuste, il s'en envolait une quantité de diptères. La plupart étaient des pycnosomes, mais en regardant de plus près, je fus étonné de la diversité des espèces de mouches lécheuses qui visitaient l'arbrisseau.

En dehors de pycnosomes et de *Sarcophaga*, j'ai capturé sur le mûrier de nombreuses *Ochromyia*, *Tricyclea*, *Musca*, ainsi que l'agent de la myiase furonculeuse *Cordylobia anthropophaga* et enfin des *Passeromyia*. Ces dernières très actives se montraient surtout aux heures chaudes et ensoleillées de la journée.

Les mois de mars et avril, marquent à Udjidji la période terminale des fortes pluies. Le mûrier subissait une poussée de sève ascendante. Incisée, son écorce gonflée laissait sourdre un latex blanchâtre légèrement acidulé.

Les tiges et les rameaux du buisson étaient couverts d'hémiptères du groupe des coccides (fig. 1).

Les jours suivant une forte pluie surtout, on pouvait voir les mouches, courir sur les tiges, voletant de l'une à l'autre, léchant l'écorce humide et s'abreuvant du suc suintant sous le corps des Hémiptères.

A côté de l'arbrisseau visité par les diptères lécheurs, croissaient d'autres mûriers de la même espèce qui n'attiraient pas les mouches. Quelques-unes de ces plantes étaient également parasitées par les pucerons, mais en proportion beaucoup moindre ; ils étaient à une période de repos de leurs canaux laticifères.

L'attirance spéciale exercée sur les diptères par notre mûrier, nous a paru liée avant tout à la poussée de sève ascendante qu'il subissait ; accessoirement au parasitisme des coccides. Ceux-ci par leur morsure blessaient l'écorce turgescente faisant couler le suc recherché par les insectes, et expulsaient par l'anus une partie de la sève dont ils s'étaient copieusement repus. Au début du mois de mai, les pluies ayant diminué, rapidement les mouches cessèrent de fréquenter le mûrier ; progressivement les pucerons diminuèrent en nombre ; en même temps aussi, la montée active de la sève ascendante chez l'arbuste prit fin.

Ayant l'attention attirée sur la présence de *Passeromyia heterochaeta* à Udjidji, j'ai recherché les larves et les pupes dans les nids de divers oiseaux, dans le but de faire l'élevage des mouches et de reprendre mes recherches restées inachevées sur la ponte du diptère.

Les deux seuls nids d'hirondelles que j'ai examinés étaient parasités, mais il fallut rechercher plusieurs demeures de moineaux avant d'en trouver une qui contenait des larves. Dans la suite, je rencontrai également ces dernières dans les nids tissés de divers Plocéides.

Biologie.

Ponte de « Passeromyia heterochaeta ». — J'ai signalé autre part [1] que deux tentatives d'élevage poursuivies l'une dans l'Ouellé, l'autre à Léopoldville, dans le but d'obtenir en cage la ponte de l'insecte, n'avaient pas abouti. La troisième, que nous relatons ici, a mieux réussi.

Du 10 au 14 juin, nous obtenons d'éclosion de pupes recueillies dans un nid d'hirondelle (sp. ?) 9 mouches. Elles sont mises dans une cage où nous leur offrons comme nourriture, des Bananes, de la canne à sucre, des tranches de Papaie et du suc d'oranges.

Le 16 deux mouches sont vues en coït.

A partir du 15, nous plaçons pour simuler le nid où éventuellement nous supposons que la ponte va se produire, un baquet en verre à parois élevées dont nous emplissons le fond d'une couche de coton colorié. Nous y couchons des jeunes oiseaux, moineaux et ploceïdes divers.

Le 17 nous remarquons une Passeromie léchant sur la paroi du verre, une trace excrémentitielle fraîche d'oiseau. Le 19 nous ajoutons à la nourriture à base de fruits, une petite quantité d'excréments humains. Le même jour au soir, deux mouches sont vues en coït. Le 20 et le 21 nous surprenons à nouveau, des insectes léchant les excréments frais d'oisillons.

Le 21, soit 11 jours après l'éclosion des mouches les plus âgées, et 7 jours après la naissance des plus jeunes, nous trouvons sur le coton teinté de notre nid artificiel, *15 œufs*.

Le lendemain nous n'en récoltons qu'un seul, mais le 22 en recueillons 12, le 24, treize, et le 25 encore dix-sept.

Ces œufs d'un blanc laiteux étaient disposés par petits groupes séparés de 5 ou 6, quelques-uns épars isolément.

Ils étaient déposés dans les parties bien sèches du coton,

[1] J. Rodhain et J. Bequaert. *Op. cit.*

PLANCHE III

PLANCHE III

Fig. 1. — *Cobboldia chrysidiformis* Rodhain et Bequaert.
A. Tête vue par la face antérieure.
B. Tête vue de profil.
Fig. 2 — *Gyrostigma parvesii* Corti, larve au troisième stade, vue de la face dorsale.

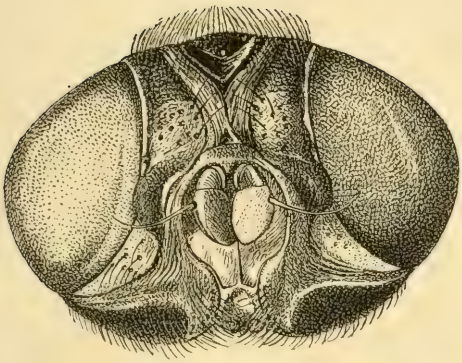


Fig. 1. A.

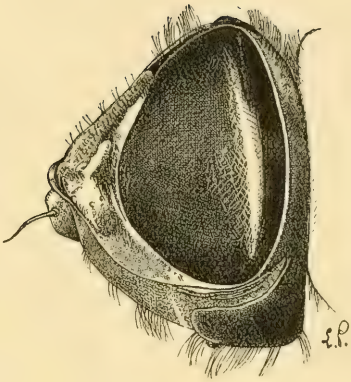


Fig. 1. B.

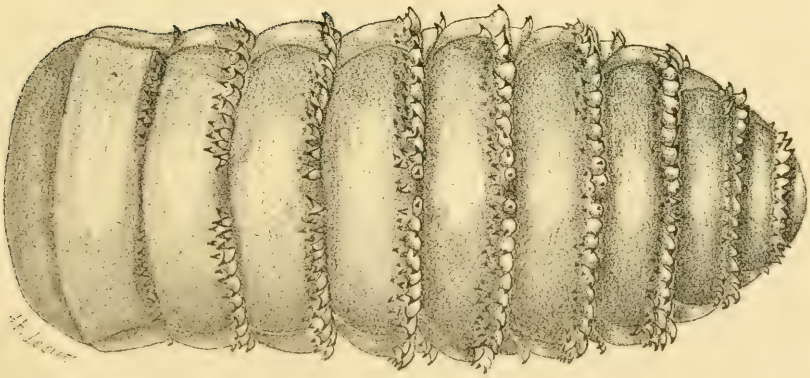


Fig. 2.

Diptères parasites de l'éléphant et du rhinocéros.

MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 02260
15087